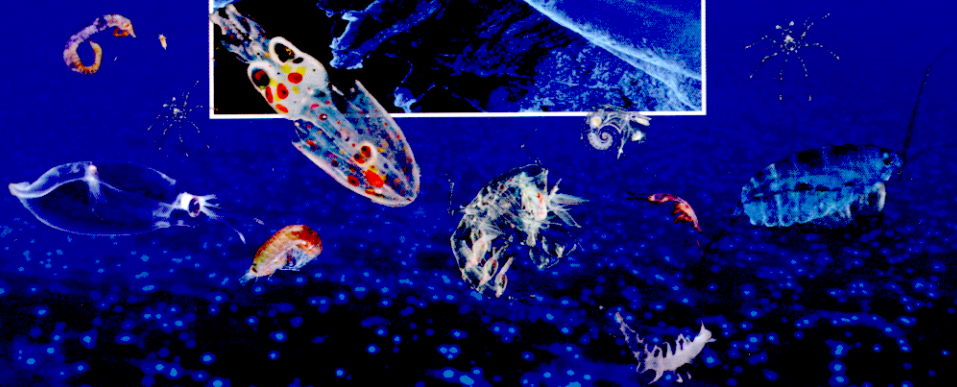
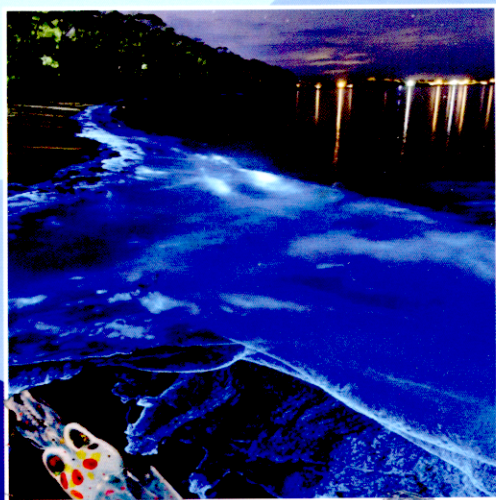


Институт морских биологических исследований
им. А.О. Ковалевского

МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ СКОПЛЕНИЙ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПЛАНКТОНА В ЭКОСИСТЕМАХ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА



Российская академия наук
ИНСТИТУТ МОРСКИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
ИМ. А.О. КОВАЛЕВСКОГО

Под научной редакцией
чл.-корр. НАН Украины
Т.С. Петипа

МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ СКОПЛЕНИЙ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПЛАНКТОНА В ЭКОСИСТЕМАХ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Монография

Севастополь, 2017

УДК 581.526.325
ББК 28.082.31
М55

Авторы:

Т.С. ПЕТИПА, Ю.В. АРТАМОНОВ, А.С. РОМАНОВ, З.П. БУРЛАКОВА, Т.М. КОВАЛЕВА,
Л.В. КУЗЬМЕНКО, Т.А. МЕЛЬНИК, П.В. ЩЕРБАТЕНКО, Л.И. САЖИНА, В.А. СКРЯБИН,
Н.И. МИНКИНА, Е.В. ПАВЛОВА, Е.В. ПОПОВА, О.М. МАКАРОВ

Ответственный редактор: Э.З. САМЫШЕВ

Соредактор: Н.И. МИНКИНА

Рецензенты:

Н.Б. ШАПИРО, д.ф.-м.н., проф.

Э.З. САМЫШЕВ, д.б.н., проф.,

П.Д. ЛЮМАКИН, д.г.н., проф.

М55 Механизмы образования скоплений и функционирования планктона в экосистемах Индийского океана : монография / Т. С. Петипа (науч. ред.) и др. ; [отв. ред. Э. З. Самышев] ; Рос. акад. наук, Ин-т мор. биол. исслед. им. А.О. Ковалевского. – Белгород : КОНСТАНТА ; Севастополь, 2017. – 360 с.
ISBN 978-5-906952-17-2

В монографии обобщены результаты комплексных рейсов в приэкваториальные динамические зоны Индийского океана. Описаны гидрологический и гидрохимический режимы как показатели динамической структуры вод. Показана связь распределения органической взвеси, фитопланктона, хлорофилла, первичной продукции, микро- и мезозoopланктона со структурой и динамикой вод. Выявлены основные причины и механизмы формирования пятнистости в распределении планктона, характерные свойства пятен и проведен теоретический анализ закономерностей их формирования. Обсуждаются особенности питания, дыхания и баланса вещества и энергии у массовых видов zooplankton в зависимости от характера его распределения, пятнистости и структуры вод, дана оценка скоростей функциональных процессов.

Для океанологов, экологов, гидробиологов и студентов-экологов широкого профиля.

Ил. 137. Табл. 48. Библиогр.: 291 назв. (с. 332 – 346).

Mechanisms of aggregations formation and of plankton functioning in ecosystems of the Indian Ocean / Ed. T.C. Petipa ; [executive ed. E. Samyshev] ; Russian Academy of Sciences, The A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS. – Belgorod : KONSTANTA ; Sevastopol, 2017. – 360 pp.

The results of complex research cruises in to the subequatorial dynamic areas of the Indian Ocean are generalized in the monograph. Hydrological and hydrochemical conditions as indexes of dynamic structure of waters are described. Relation of distribution of organic suspended matter, phytoplankton, chlorophyll, primary production, micro- and mesozooplankton with a structure and dynamics of waters is shown. Principal reasons and mechanisms of forming of patchiness in distribution of plankton, characteristic properties of patches are exposed and the theoretical analysis of regularities of their forming is carried out. The features of feeding, respiration and balance of matter and energy at the mass species of zooplankton depending on nature of its distribution, patchiness and structure of waters are discussed, estimation of rates of functional processes are given.

For oceanologists, ecologists, hydrobiologists and students-environmentalists.

Fig. 137. Tabl. 48. Bybliogr.: 291 refs. (P.P. 332 – 346).

УДК 581.526.325
ББК 28.082.31

ISBN 978-5-906952-17-2

© Российская академия наук, Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского, 2017
© Издательство «КОНСТАНТА», 2017

К 90-летию Тамары Сергеевны Петипа



**Член-корреспондент НАН Украины, доктор биологических наук
Тамара Сергеевна Петипа (1927 – 1992)**

ПРЕДИСЛОВИЕ

Исследователи с начала изучения жизни в пелагиали морей и океанов отмечали наличие в водной толще и на поверхности скоплений самых различных животных и водорослей. Это либо большие пространства до десятков километров, занятые интенсивно размножающимися водорослями, так называемые «цветения воды», либо группировки из смеси видов или из одного вида животных, чаще образующих стаи. Границы таких скоплений обычно резко выделяются. Кроме обособленных скоплений на акватории морей и океанов существуют многочисленные районы и зоны с большим обилием организмов, чем в окружающей их водной толще. В этих случаях наблюдается более плавное изменение количества животных или водорослей.

В природе практически отсутствует ситуация, когда организмы распределяются строго равномерно. Тем не менее, гидробиологи нередко описывают осредненное равномерное распределение организмов в водной толще и по отдельным слоям. Такое осреднение, как правило, вызвано общепринятыми способами лова водных организмов (обычно обловами слоев воды разного типа сетями, насосами и тралами) и, следовательно, является искусственным. Даже если ловы производятся батометрами дискретно, то и тогда часто батометры опускаются на стандартные горизонты и не всегда могут зафиксировать планктон из скопления или очень тонкого обогащенного слоя. Сопоставление количеств планктонных водорослей и животных в реальных скоплениях и при осреднении дает различия от десятков до тысяч раз.

Таким образом, картина реального распределения планктона и его обилия в морях резко отличается от той, которая создается при стандартном, пока еще общепринятом в гидробиологии подходе. Поэтому для оценки реальных биотических запасов в морях и океанах исследование пятнистости распределения пелагических организмов оказывается необходимым.

Изучение скоплений планктона очень важно также при исследовании структурных и функциональных свойств экосистем – для оценки характера взаимоотношений между организмами одного вида или разных видов, хищников и жертв, для выяснения причин их образования и прогнозирования мест нахождения, а в случае промысловых объектов – для хозяйственных целей.

С 80-х годов XIX столетия во многих странах изучению пятнистости распределения пелагических морских организмов уделяется большое внимание. Большей частью исследуются прибрежные районы, чем открытые воды морей и океанов. Однако все еще не ясно, где и как возникают скопления организмов, как долго они существуют, какова скорость процессов жизнедеятельности в скоплениях и вне их. Все эти сведения помогут правильно описать основные закономерности функционирования экологических систем в пелагиали морей и океанов, оценить реальные возможности воспроизводства и правильной эксплуатации биоресурсов.

К настоящему времени стало ясно, что резкие изменения различных факторов среды, или градиенты, могут препятствовать свободному распространению организмов в толще воды. На этих разделах организмы могут скапливаться и размножаться.

В 1984 г. в Англии на 19-м Европейском симпозиуме по морской биологии была впервые представлена тема, подводящая итоги исследований по продукции организмов на границах систем. В ряде докладов было показано влияние гидрологических фронтов на продукцию фитопланктона, сделаны оценки передачи питательных солей через фронты, описаны степень и вариабельность воздействия факторов физической среды на биологическую динамику (Loder, Platt, 1985), гетеротрофную активность бактерий (Lochte, Turley, 1985), распределение и обилие бактерий, фито- и зоопланктона в отдельных экосистемах, разделенных термоклином (Fogg, 1985), на пищеварительные ферменты и продукцию зоопланктона (Moal et al., 1985). Описано также влияние вклинивающихся в водную массу потоков течений на обилие и активность фито- и бактериопланктона (Jacobsen et al., 1985).

По поручению оргкомитета на этом симпозиуме я сделала сообщение о ранее собранных советскими исследователями материалах по концентрированию и продукции планктона на границах водных масс. Хотя эти данные немногочисленны, тем не менее, удалось выявить ряд четких зависимостей между характером распределения и обилием планктона и динамической структурой пограничных зон. Были выделены типы границ между морскими экосистемами или их частями с характерными величинами градиентов и описаны некоторые особенности функционирования пограничных экосистем (Petipa, 1985). Наряду с полевыми наблюдениями большое значение для понимания основных закономерностей и направленности биологических процессов в морских экосистемах имеют эксперименты по определению в разных условиях поведенческих и функциональных характеристик у массовых (или главных) видов. Такие эксперименты, если

правильно учтены особенности районов и хорошо отработана методика, дают возможность судить об уровне функциональных процессов в конкретных условиях.

Как правило, биологи чаще всего у морских видов изучают основные процессы жизнедеятельности – размножение, развитие и рост, питание и дыхание. Труднее исследовать поведение мелких беспозвоночных животных, понять мотивы того или иного поведенческого акта и последующие действия организма. Однако роль поведения животных в особенностях их биологии, распределении в море, образовании скоплений и во взаимодействии с другими организмами и факторами среды достаточно велика. Об этом свидетельствуют результаты прошедшего в апреле 1987 г. в США симпозиума по поведению зоопланктона. В нескольких докладах на симпозиуме рассматривалась роль поведения планктона в формировании пятен-скоплений, в том числе на границах раздела водных масс. Так, в одном из докладов было показано, что причиной скоплений копепод может быть их поведенческий ответ на очень быстрое изменение градиентов факторов среды (Mackas, Louttil, 1988). В другом докладе авторы пришли к заключению, что физические и биологические механизмы в сочетании с определенным поведением копепод, предпочитающих те или иные условия, могут определять механизм образования пятен и их четких границ (Wishner et al., 1988).

Сопоставление полевых и экспериментальных материалов позволило мне рассмотреть значение плотности скоплений планктона в оценке характера изменений и уровня некоторых процессов его жизнедеятельности – питания, дыхания, питанности и плодovitости. Предварительные выводы этого анализа были доложены на 3 съезде советских океанологов в декабре 1987 г. в Ленинграде.

Учитывая результаты изучения пограничных систем, экспериментальные работы и плотность распределения экосистемных компонентов, которая особенно существенна на границах раздела водных масс, я предложила план повторной экспедиции в Индийский океан, с целью сочетать исследования по оценке скоплений планктона в пограничных системах и по определению скоростей ряда функциональных процессов у главных видов планктонного сообщества.

В монографии представлены обобщенные результаты работ по отмеченной теме 8-й, 14-й и 23-й экспедиций на нис «Профессор Водяницкий» и 22-й экспедиции на нис «Академик Вернадский» в районы Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций Индийского океана. В Экспедициях участвовали сотрудники Института биологии южных морей АН Украины и Морского гидрофизического института АН Украины. Все исследования проведены на базе отдела функционирования морских экосистем Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины.

Т.С. Петипа

ОТ АВТОРОВ

Монография «Механизмы образования скоплений и функционирования планктона в экосистемах Индийского океана» оказалась последним научным трудом, в котором участвовала в качестве руководителя Тамара Сергеевна Петипа. 13 марта 1992 г. в расцвете творческих сил она скоростижно скончалась. Все мы, соавторы монографии, а также сотрудники созданного Тамарой Сергеевной отдела функционирования морских экосистем и коллеги по работе из разных научных организаций, были потрясены этой потерей и не можем смириться с мыслью, что её нет с нами.

О широте научных интересов Т.С. Петипа свидетельствует краткий перечень проблем, затронутых ею в своей творческой деятельности: оценка индивидуальной массы тела планктонных организмов; количественные данные по распределению зоопланктонов, рассматриваемые в тесной связи с причинами, его обуславливающими, в частности классические результаты, полученные во время солнечного затмения; разработка концепции «жизненных форм» веслоногих ракообразных; вопросы, связанные с эволюцией

семейств Copepoda; суточные вертикальные миграции; поведение и энергетика зоопланктонов; практически все проблемы трофологии морских копепод и изучения структуры и функционирования пелагических экосистем Мирового океана.

Нетрадиционные подходы к решению проблем морской планктонологии были свойственны Т.С. Петипа во все периоды ее творческой деятельности. Международным признанием ее работ и организационной деятельности явилось присуждение ей премии им. Трегубова Французской Академии наук.

Обладая даром научного предвидения, огромным опытом, интуицией, Т.С. Петипа наметила перспективные и актуальные направления исследований планктонных сообществ и экосистем. Использование новых подходов и методологии, сочетание экспериментальных и полевых методов исследований дали возможность Т.С. Петипа выявить ряд важнейших механизмов функционирования пелагических экосистем в Черном море, тропических районах Тихого и Индийского океанов, которые изложены ею в 1-й главе предлагаемой книги. Пять лет каждодневного, огромного труда было потрачено на сведение воедино полевых и экспериментальных данных четырех экспедиций; на анализ результатов, полученных с применением новых, оригинальных методик, как при сборе полевых материалов, так и в экспериментальных работах. Результаты обобщения всех гидрологических, гидрохимических и гидробиологических данных изложены в предлагаемой монографии. На редактирование и публикацию этих материалов Т.С. Петипа потратила много времени, сил и энергии.

Она могла бы посвятить жизнь балету, следуя семейным традициям и обладая для этого блестящими природными данными. Можно сказать, что гидробиологии повезло, так как семейные обстоятельства не дали возможность правнучке великого балетмейстера Мариуса Петипа всерьез заняться балетом. Однако творчество всеобъемлюще. Кто сможет утверждать, что талант балерины выше творчества исследователя?

Светлая память о Тамаре Сергеевне Петипа как истинном ученом и обаятельном человеке надолго сохраниться в сердцах ее друзей и коллег. Хочется надеяться, что жизнь, отданная науке, научные труды Т.С. Петипа и начинания обретут достойных продолжателей среди молодого поколения гидробиологов.

Монография вместе с атласом из 200 карт биоокеанографических характеристик на границах раздела вод в 1993 г. должна была увидеть свет в издательстве «Наукова думка». Однако, из-за отсутствия финансирования она не была опубликована, и уже готовый набор был рассыпан. Только в 2017 г. Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН получил возможность довести огромный труд Т.С. Петипа до завершения. Несмотря на 34-летний сдвиг в сроке издания, авторы считают, что изложенный в этой монографии фактический материал, его анализ и выводы не потеряли своей ценности и актуальности для современной биологической океанографии.

Мы посчитали возможным также оставить предисловие к монографии, написанное Т.С. Петипа еще в 90-х г.г., как свидетельство её глубокого понимания проблем и задач морской гидробиологии. Для предлагаемого издания материал всех глав был творчески переосмыслен, в некоторых случаях доработан. Общее редактирование осуществил Э.З. Самышев, подготовка оригинал-макета были совместно выполнены Н.И. Минкиной и Е.В. Павловой.

Расположение полигонов и станций, выполненных в трех рейсах нис «Профессор Водяницкий» (8-й, 14-й, 23-й), и 22-м рейсе нис «Академик Вернадский» даны в приложении к предлагаемой монографии. Смотри: «ПРИЛОЖЕНИЕ»

1. Полигон нис «Академик Вернадский», 22 рейс, 01.03-14.07.1980; полигон, нис «Профессор Водяницкий», 8 рейс, 21.03-31.05.1980.
2. I полигон, 14 рейс нис «Профессор Водяницкий», 12 – 21.01. 1983 г
3. II полигон, 14 рейс нис «Профессор Водяницкий», 10 – 20. 02. 1983 г
4. I полигон. 23 рейс нис «Профессор Водяницкий», 09 – 18.02.1987 г
5. II полигон. 23 рейс нис. «Профессор Водяницкий», 13 – 23. 03. 1987 г.

ВЛИЯНИЕ ДИНАМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПРИЭКВАТОРИАЛЬНЫХ ВОДНЫХ МАСС ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА И ПЯТНИСТОСТИ ПЛАНКТОНА НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ

1.1. ВВЕДЕНИЕ. ПОСТАНОВКА ВОПРОСА И ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЙ

В настоящее время можно утверждать, что планктон в море, да и многие крупные животные распределены неравномерно и образуют скопления разных размеров и плотности. Именно такая неоднородность является нормой распределения живых существ в морях и океанах.

Конкретными исследованиями ряда зарубежных и отечественных авторов уже показано, что неравномерный характер горизонтального и вертикального распределения планктона в морях и океанах тесно связан с гидрологической структурой водных масс, их перемешиванием, скоростью переноса вод и интенсивностью вертикальной циркуляции. Структура водных масс определяется системой горизонтальных и вертикальных течений и круговоротов, наличием фронтов, дивергенций, конвективного перемешивания. Образование пятен организмов в значительной степени обусловлено наличием хорошо выраженных градиентов гидрофизических и гидрохимических факторов, препятствующих распространению организмов (Грузов, 1969; Грузов, 1971; Функционирование пелагических сообществ..., 1971; Vinogradova et al., 1972; Okubo, 1974, 1978; Steele, 1978 а, б; Экосистемы пелагиали ..., 1980; Самышев, 1981; Horne, Platt, 1984; Фронтальные зоны ..., 1984), или особенностями поведения последних (Omori, Hamner, 1982; Loder, Platt, 1985; Paffenhofer et al., 1987; Hamner, 1988 и др.). Роль поведения наиболее заметна при слабых течениях и градиентах факторов среды (Petipa, 1985; Paffenhofer et al., 1987). Многогустенчатость градиентов среды вызывает расслоение скоплений планктона и взвеси. Такая картина часто наблюдается в неустойчивых водах дивергенций, фронтов, при интрузии в данную водную массу чужеродных потоков (Петипа, 1986 а,б; Paffenhofer, Lee, 1987).

Изучение механизмов и причин формирования пятнистости в распределении планктона в морях и океанах наиболее целесообразно производить на конкретных пятнах - скоплениях, имеющих четкие границы. Только в этих случаях удастся проследить за характером процесса формирования пятен, описать особенности их структуры и продолжительность существования, выявить главные факторы, приводящие к возникновению или разрушению скоплений организмов. Подобные исследования легче осуществлять в прибрежной или шельфовой зоне. В открытых водах океанов, обычно из-за отсутствия времени и необходимого числа специалистов, приходится сочетать гидрологические и биологические работы на полигонных разовых съемках того или иного района и на 10 - 20-дневных стоянках в выбранном месте. Полигонные работы с разрезами необходимы для оценки крупно - и мезомасштабных динамических процессов, создающих на этих уровнях масштабов неравномерное распределение факторов среды и планктона. Работы на стоянках судов в пределах полигона важны для изучения конкретных пятен планктона или микромасштабной неравномерности их распределения, а также временной динамики всех процессов.

Сочетание полигонных и стационарных работ в наиболее полном виде было осуществлено в комплексных 14 - м и 23 - м рейсах НИС "Профессор Водяницкий" в субэкваториальные дивергентные зоны Индийского океана. В комплекс исследований водных масс входило: изучение основных гидрологических, гидрохимических и биологических характеристик (температура, соленость, течения, плотность воды, фосфаты, кислород, взвесь, хлорофилл "а", фитопланктон, микро - и мезозоопланктон), а также рассматривался ряд функциональных процессов - первичная продукция, дыхание, питание, размножение, баланс вещества и энергии у основных форм зоопланктона.

В 8-м рейсе нис “Профессор Водяницкий” и 22-м рейсе нис “Академик Вернадский” кроме гидрофизических факторов исследованы только хлорофилл “а” и первичная продукция в районе между экватором и 20° с. ш. в северо-западной части Индийского океана.

Небольшие размеры полигонов исследований в 14 - м и 23 - м рейсах - соответственно 328×328 и 437×437 км - компенсировались выбором типичных, наиболее ярко выраженных зон южной и северной дивергенций. Методика всех конкретных исследований описана в соответствующих главах настоящей монографии.

Первые планомерные исследования Индийского океана, по которым можно судить о неравномерном распределении планктона на фоне общей океанографической обстановки, были осуществлены в ряде рейсов Международной Индоокеанской экспедиции (МОЕ) 1959 - 1965 гг. Результаты анализа материалов этой экспедиции, представленные в трудах симпозиума, прошедшего в марте - апреле 1971 г. в г. Киле (Германия), показывают, что наиболее богатые области занимают северную половину Индийского океана - от 10° ю. ш. до 25° с. ш. Ряд пятен планктона со средней биомассой от 20 до 40 мг под 1 м² в столбе 0 - 200 м или, примерно от 100 до 200 мг·м⁻³, были расположены в приэкваториальной дивергентной зоне. Первичная продукция в аналогичных пятнах колебалась в пределах 150 - 500 мг С·м⁻²·сут⁻¹. Копеподы в предмуссонный период составляли здесь 69 - 73 % общей численности зоопланктона.

Для наших работ в 14-м и 23-м рейсах выбраны те же районы, где были обнаружены отмеченные пятна первичной продукции и зоопланктона.

Основными конкретными задачами исследований являлись:

- 1) поиск активных динамических зон в районах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций;
- 2) выделение и описание водных масс, их физических и химических характеристик, распределения на полигонах;
- 3) определение величин градиентов температуры и плотности воды (по температуре и солёности) и глубин их залегания;
- 4) выделение пограничных экосистем соответственно водным массам и границам их раздела по градиентам плотности, солёности, температуры;
- 5) определение характера распределения химических факторов и биологических компонентов - хлорофилла, фитопланктона, первичной продукции, микро - и мезозoopланктона - в пограничных экосистемах и на границах их раздела;
- 6) поиск и описание пятен - скоплений планктона и взвеси или оценка мезо - и микромасштабной неравномерности их распределения;
- 7) оценка скоростей основных функциональных процессов у массовых или преобладающих видов планктона в разных по динамике или обилию ресурсов условиях:
 - а) общей первичной продукции и продукции отдельных видов фитопланктона в единицу времени;
 - б) основного и общего энергетического обмена у зоопланктона;
 - в) размножения и роста зоопланктона;
 - г) потребления пищи и баланса вещества и энергии у зоопланктона.
- 8) математический анализ связей между компонентами экосистем на границах раздела вод;
- 9) определение общей направленности функциональных процессов в планктоне в разных по характеру динамической активности зонах океана.

1.2. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПЯТНИСТОСТИ. КОНКРЕТНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Накопление фактических наблюдений и экспериментальных данных в морях и океанах послужило толчком к разработке ряда теоретических представлений о пятнистости планктона и динамике популяций, связанной с неравномерным их распределением.

Существующие теории можно разделить на три группы: теории о физических механизмах и причинах образования скоплений на разных масштабных уровнях (Okubo, 1978; Horne, Platt, 1984; Sanderson, 1984; Jacobsen et al., 1985; Loder, Platt, 1985; Allen, 1987) (см. гл.5), теории генетического происхождения пространственных неоднородностей (Tappan, Loeblich, 1973; Ayala, Valentine, 1979) и поведенческие теории возникновения пятнистости (Omori, Hamner, 1982; Paffenhofer, Lee, 1987; Paffenhofer et al., 1987; Hamner, 1988; Wishner et al., 1988). Несмотря на такое разграничение, в природных условиях часто разнородные причины и механизмы формирования скоплений могут переплетаться, образуя сложный комплекс взаимосвязанных воздействий (Paffenhofer et al., 1987; Wishner et al., 1988 и многие другие).

Рассмотрим в отмеченной последовательности некоторые теории и обобщения, дающие наиболее четкое представление о пятнистости в экосистемах и приводящие к пониманию механизмов формирования пятен - скоплений планктона.

Э. Хон и Т. Платт (Horne, Platt, 1984) исследовали экосистемы на континентальном шельфе Тихого океана (у берегов Северной и Южной Америки) и представили обзор различных физических механизмов, способных вызывать изменения условий среды и характер распределения планктона. Наибольшее внимание авторы уделили физическим изменениям, имеющим разную частоту, и показали важность низкочастотных (год и более) изменений для развития шельфовых экосистем. На Калифорнийском шельфе они обнаружили, что изменения количества и само обилие в пятнах диатомовых водорослей зависят от среднегодовых аномалий уровня моря и температуры, в то время как микро-масштабные изменения температуры, вызванные апвеллингом, не объясняли обилия диатомовых. Однако у берегов Перу наблюдалась другая картина - динамические изменения экосистем вызываются более высокочастотными (несколько месяцев) колебаниями факторов среды. В этом случае существенная роль принадлежит волнам Кельвина и Россби, которые вызывают явление Эль-Ниньо. Резкие изменения здесь биомассы бактерий, фито - и зоопланктона с чередованием низкого и очень высокого обилия планктона в пятнах происходят в зонах апвеллинга. Эти изменения имеют наиболее высокую частоту (недели) и вызываются ветром, взаимодействием течений и другими физическими факторами.

В целом для океана авторы дают схему пространственных и временных изменений физических и биологических полей, используемую всеми океанологами и биологами: макромасштабные изменения характеристик океана, наблюдающиеся в крупномасштабных океанических циркуляциях, по акватории - через 2 года, в водной толще по вертикали - через 1600 лет; мезомасштабные изменения в мезомасштабных синоптических вихрях и других круговоротах на площади 250 - 300 км, во временном масштабе - через несколько месяцев; микромасштабные изменения, вызванные приливами, локальным ветром, взаимодействием течений во фронтальных зонах, с временным масштабом через недели. Эти изменения действуют на пространствах от десятков метров до нескольких километров.

Б. Сандерсон (Sanderson, 1984) для изучения пятен планктона использовал модель двумерного адвективно-диффузного уравнения с линейными градиентами скорости водного потока и однородным коэффициентом роста биомассы планктона для исследованной водной массы. Автор предлагает концепцию "критического размера" пятна планктона, который является функцией времени и меняется в широком диапазоне в зависимости от природы адвективного движения водных масс и изменчивости поля скорости (градиентов) водного потока. Учет этих факторов в модели объясняет механизм процессов, приводящих к образованию или рассеиванию пятен планктона, их уменьшению или удлинению в естественных условиях. Анализ модели показывает, что возможно получить общие типы полей скорости, которые определяют характер перераспределения планктона в пределах границ пятна в двумерном пространстве, а использование концепции "критического размера" пятна оказывается полезным при рассмотрении экологических проблем.

В работе Л. Аллена (Allen, 1987) рассматривается модель динамики изолированной популяции, основанной на применении дискретного аналога уравнения типа реакция - диффузия с однородными краевыми условиями Дирихле. Автор определил “критические” соотношения между числом пространственных пятен, коэффициентом перегонов между ними (за счет диффузии) и мальтузианским параметром (производная кинетической составляющей в нуле), обеспечивающие асимптотическое исчезновение или выживание популяции. Ряд примеров из популяционной динамики подтверждает наличие систем такого типа.

В ряде работ описаны механизмы формирования скоплений планктона и его функционирования на гидрологических фронтах и на различного типа границах раздела вод. В большинстве случаев эти границы создаются большими градиентами физических факторов - температуры, солёности, света, скоростей течений или отдельных потоков либо разнокачественным состоянием соседствующих вод.

В упомянутой выше работе Дж. Лоудера и Т. Платта (Loder, Platt, 1985), выполненной в районе приливных фронтов, показано совокупное воздействие на увеличение биомассы фитопланктона приливных течений, вызывающих турбулентное перемешивание при трении со дном, и градиента световой радиации. Граница приливного фронта образуется между районом с турбулентными явлениями и районом со стратификацией вод, связанной с поверхностным прогреванием. Авторы сделали модельные оценки некоторых конкретных механизмов передачи питательных солей через фронт для обеспечения высокой продукции фитопланктона на границе фронта.

Четкая зависимость между характером изменения физических факторов - солёности, ветра, течений и др. - на границе речных и морских вод и пятнистостью в распределении планктонных копепоид показана в работе (Mackas, Louttil, 1988). Быстрое, в течение 1 - 2 дней, изменение физических характеристик вызывает столь же резкие и частые изменения обилия планктона в пятнах. Однако авторы полагают, что причиной скоплений копепоид является поведенческий ответ рачков на скоростное изменение градиентов факторов среды.

Кроме моделей, описывающих физические механизмы возникновения скоплений, существуют модели генетического происхождения пространственных неоднородностей в пелагиали.

Рассматривая эволюцию океанического планктона, Х. Тэппен и А. Лёблич (Tappan, Loeblich, 1973) полагают, что тропическая пелагическая среда должна быть пространственно гетерогенна и достаточно пригодна для того, чтобы вариации от пятна к пятну соответствовали большому множеству аллелей, образующихся под давлением разнородной селекции. Иначе говоря, селекция должна быть чувствительной к различиям между многочисленными пятнами внутри ниш. Эти авторы также считают, что полиморфизм в тропиках является главным признаком форм со сбалансированной селекцией. Однако, по их мнению, еще не известно, какой уровень гетерогенности среды адекватен генетическому разнообразию форм.

В другой работе (Ayala, Valentine, 1979), несмотря на то, что пелагиаль в Мировом океане - относительно гомогенная среда, у планктона обнаружена различная степень генетического разнообразия: например, у эвфаузид в высоких широтах наблюдается низкое генетическое разнообразие, а в низких широтах - высокое. Авторы интерпретировали эти изменения в планктоне как генетическую стратегию: развитие у высокоширотных видов небольшого числа функционально широких (гибких) аллелей, а у низкоширотных видов - многочисленные широко варьирующие узко функциональные аллели. Если высокоширотные виды являются широко (эври) экологическими, то низкоширотные виды - узко (тесно) экологические. Функционально узкие аллели наблюдаются у форм со сбалансированной селекцией и высокой степенью специализации. Поэтому, по мнению авторов, тропические виды эвфаузид высокочувствительны к пространственному гетерогеннису внутри пелагической зоны. Следовательно, по отношению к селекции пелагиаль не является гомогенной. Гетерогенность пелагиали

связана со всякого рода сезонными изменениями в Мировом океане - арктической, антарктической, умеренной и тропической зонах.

В настоящее время ещё не создано строгих теорий о роли поведения пелагических организмов в морях и океанах в формировании пятнистости их распределения. Однако накопленные материалы позволили исследователям сделать ряд обобщений и выявить некоторые механизмы образования скоплений на основе данных о поведении.

Еще в 1978 г. Дж. Стил (Steele, 1978, *a, б*), отмечая сложность пространственной структуры морских пелагических экосистем, писал, что при изучении вертикальной и горизонтальной неоднородностей распределения организмов из разных трофических уровней экосистем выявляется большой комплекс факторов, обуславливающих эту структуру. Наряду с воздействием на планктон физических процессов разного масштаба, значительное влияние на структуру его распределения оказывают трофические отношения между организмами. По мнению Дж. Стила пространственная неоднородность распределения планктона играет существенную роль в поддержании стабильности системы "хищник – жертва" и отдельных популяций. Изучение пятен планктона, считает автор, позволяет подойти к пониманию причин пространственной неоднородности и относительной роли физических и биологических факторов регулирования пелагических экосистем.

М. Омори и В. Хэмне (Omori, Hamner, 1982) сделали обзор пятнистого распределения зоопланктона с учётом его поведения, популяционных оценок и проблем лова и сбора проб. Авторы считают, что для оценки действительного обилия животных в морях и понимания важности скоплений необходимо знать поведение и популяционную экологию отдельных видов, а также видоспецифичность свойств дискретных скоплений.

На основе литературных и собственных материалов по хорошо выраженным скоплениям авторы описали характерные особенности агрегаций простейших, плоских червей, сцифомедуз, копепоид, мизид и сергестид. Представлены данные для каждой группы по продолжительности существования скоплений (от нескольких минут и часов до нескольких лет), встречаемости (в течение суток, сезонов и годов), размерам скоплений (от 1 м до 100 км или от $10^2 - 10^3 \text{ см}^3$ до $3 \cdot 10^5 \text{ м}^3$), занимаемой площади (от 10^2 см^2 до 10^5 м^2), численности организмов в скоплениях (от $1 \cdot 10^2$ до $5 \cdot 10^7 \text{ м}^{-3}$), промежутку пространства между особями (от 0,5 до 100 см), цвету (от прозрачно - белого до красного, голубого или коричневого) и форме скоплений (от тонких параболических или линейных нитей до шарообразных, округло - овальных, линзо - или лентоподобных). Описана также волновая форма скоплений разного типа. Например, медленное формирование пятен с быстрым рассеиванием или наоборот; медленное формирование и рассеивание; продолжительное существование колебаний вокруг средней величины; регулярное формирование и рассеивание с периодом 24 ч.

Большое значение для дальнейших исследований имеет оценка предполагаемых причин образования скоплений - необходимость питания, размножения, избегания хищников либо пассивный перенос при вертикальной турбулентии или другими потоками. Однако авторы признают трудность определения реальных причин формирования скоплений в природных условиях, так как обычно одновременно действуют много факторов, и часто скопления образуются сразу по нескольким причинам. Значительную роль в функционировании экосистем, по мнению авторов, играют также азотистые соединения, поступающие в эвфотическую зону от питающихся стай зоопланктонов, что особенно важно при изучении функционирования фито - и зоопланктона на микромасштабном уровне в тропических областях океана с бедным количеством биогенных солей.

В. Хэмне (Hamner, 1988) в своём обзоре обсуждает процессы многостороннего поведения и подвижности планктона в отношении к его пятнистости в пелагических экосистемах. Он считает, что основными причинами пятнистости в море определено являются физические, химические и экологические процессы, однако в открытых водах пятнистость может вызываться чисто поведенческими реакциями, приводящими к обра-

зованию агрегаций организмов. Животные могут связываться друг с другом, образуя группы, например, идущие на нерест, или кланы, семейства и другие генетические образования, колониальные группы и возрастные стаи. Ссылаясь на Дж. Брауна, В. Хэмне выделяет ещё “совпадающие” группы, формируемые физическими факторами, вызывающими общие явления, такие, например, как целенаправленные движения всей массы животных или миграции. Существуют также группы животных, образованные по частным причинам, например, по причине поиска пищи и других ресурсов или уменьшения скорости плавания у мигрирующих животных при приближении к термоклину (Harder, 1968; цит. по Hamner, 1988)). В. Хэмне считает, что для понимания пятнистости поведение надо изучать на отдельных организмах, а не осредненное популяционное. Важно учитывать, что поведение индивидуума может быть или независимым, или синхронизированным с поведением других особей.

Г. А. Паффенхёфер с соавт. (Paffenhof, Lee, 1987; Paffenhof et al., 1987) изучили ответную реакцию зоопланктона на образование скоплений фитопланктона на границах интрузивных потоков холодных вод Гольфстрима, богатых питательными солями, на юго-восточном континентальном шельфе США. Исследуя горизонтальное и вертикальное распределение копепод, они четко показали зависимость скоплений разных групп зоопланктона от пятен фитопланктона, а последних - от физических явлений. Наиболее выраженные пятна фитопланктона, их форма, размеры и продолжительность существования были связаны в значительной степени с интенсивностью, направлением и периодом действия прибрежных адвективных потоков, а также характером материкового склона.

Обильные скопления зоопланктонных видов с хорошо заметными краями формировались вблизи или на пятнах фитопланктона в зависимости от степени его использования. Растительноядные копеподы (*Temora turbinata*) быстро росли и размножались с увеличением концентрации фитопланктона на границе шельфа, создавая агрегации внутри или вблизи интрузивных потоков с небольшими скоростями. Хищничающие копеподы - часто потребители смешанной пищи - увеличивали свою численность за счет размножения посредине шельфа более медленно, но постоянно, чаще в старых интрузивных водах, где количество *Temora* медленно убывало. Форма пятен зоопланктона также была обусловлена скоростью потоков и изменялась от 30 - 40 до 160 км, а обилие в них организмов колебалось между 50 и 2500 экз.·м⁻³. В богатых пятнах фитопланктона продолжительность развития от вылупления до взрослого состояния составляла не более 2,5 недель, а продолжительность существования самих пятен изменялась от 1/2 до 2/3 мес. и не превышала 4 недель.

Работы Г. А. Паффенхёфера с соавторами имеют большое значение для понимания процессов, протекающих в шельфовых экосистемах, взаимодействующих с ограничивающими их течениями.

Очень интересная и важная работа, касающаяся одновременного действия физических и биологических факторов на формирование пятен зоопланктона, выполнена К. Вишнер с соавторами (Wishner et al., 1988). На базе конкретных наблюдений за окружающими условиями и за группой китов, питающихся в огромном плотном пятне *Calanus finmarchicus*, авторы выявили возможные причины и механизмы формирования пятна *Calanus* и его сущность. Как и В. Хэмне (Hamner, 1988), К. Вишнер и др. выделяют две группы факторов, вызывающих два типа эффектов. К первой группе относятся такие факторы, которые приводят к общему формированию агрегаций и вызывают однотипную реакцию всего сообщества видов, - это физико-биологические крупномасштабные процессы, создающие высокую первичную продукцию в данном районе, локальная адвекция или безвыборочное хищничество и др. Ко второй группе относятся процессы, которые отвечают содержанию видоспецифичных границ пятна. Это мелкомасштабные процессы, такие, как ориентированное плавание, отношение к течениям, суточные вертикальные миграции, т. е. процессы, включающие комплекс индивидуального плавательного поведения и сказывающиеся в различном распределении видов, их концентрации, соотношении стадий внутри пятна и вне него. Наличие чётких границ

пятна по горизонтали и вертикали свидетельствует о более сложной организации пятен, а не о простом влиянии слоистости водной массы, глубины или других физических процессов. Здесь действуют поведенческие эффекты.

По мнению авторов, основными причинами и механизмами формирования пятна *Calanus* являются:

1) локально высокая первичная продукция, адвекционным потоком принесенная из фронтальной зоны, расположенной поблизости от пятна;

2) высокая концентрация биогенных элементов вблизи поверхности хорошо стратифицированного столба воды;

3) наличие конвергентных зон и круговоротов, способствующих концентрированию организмов;

4) трофические взаимоотношения между обильным фитопланктоном и *Calanus*, приводящие к быстрому росту его популяции. Здесь могут иметь значение хемо-, фото- и механорецепторы *Calanus*, благодаря которым рачки определяют наличие выделяемых фитопланктоном метаболитов в воде. Последние служат сигналом к подъему рачков из глубоких слоев;

5) видоспецифичная стайность, вызванная необходимостью подъема *Calanus* (особенно старших стадий) для питания и размножения. Это так называемый весенний стайный эффект;

6) интенсивное хищничество на планктонном пятне извне (роль китов).

Интересно, что образование четких краев пятна вызвано также комплексом физических и биологических факторов. Нижняя граница пятна образована под влиянием физических градиентов и благодаря стайному эффекту. У *Calanus* плотность стай была в 20 раз выше, чем у других копепод. Резкие боковые границы пятна могут быть результатом интенсивного выедания китами, которые, процеживая планктон, оставляют после себя коридор очищенной от планктона воды. В этой воде остается много экзоскелетов рачков.

Описанные пятна могут существовать несколько дней и очень обильны. Численность в них *Calanus* достигает $41600 \text{ экз. м}^{-3}$ (средняя численность - 6210 экз. м^{-3}), что в 311 раз больше, чем в окружающей воде. Биомасса составляла 23,6 г сырого вещества в 1 м^3 , средняя биомасса - $3,9 \text{ г м}^{-3}$. Пятно распространялось на 2500 км^2 в 20 км от фронтальной зоны и занимало толщу до 100 м. Наибольшая масса рачков находилась в верхнем 20-метровом слое. Миграции взрослых форм начинались от 26 - 20 к 15 - 10 м в дневное время или в слой 0 - 5 м ночью.

Как видно из приведенного обзора, существует большое разнообразие причин и механизмов образования конкретных пятен планктона, что затрудняет их исследование и вызывает необходимость проведения систематических комплексных работ по большому набору физических и биологических факторов.

1.3. ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ И НЕРАВНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОТРЕБИТЕЛЕЙ И ЖЕРТВ НА ХАРАКТЕР И СКОРОСТЬ ПРОЦЕССОВ ИХ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Существующие модели и наблюдения пока ещё не дают возможности иметь четкую картину причин и механизмов возникновения пятнистости и её изменчивости в разнообразных природных условиях. Особенно недостает прямых длительных наблюдений в природе за комплексом пятнообразующих факторов, изменчивостью самих пятен и их распределения в водной толще, а также за дальнейшим их влиянием на экосистемы и основные процессы жизнедеятельности организмов.

В связи с явлением неоднородности распределения в толще вод всех организмов (потребителей и их жертв) по пищевым цепям необходимо рассмотреть две задачи, от которых зависят функциональные свойства планктона.

Во-первых, важно выяснить, каково воздействие плотности и неоднородности рас-

предельная жертв (их обильных скоплений) на характеристики процессов жизнедеятельности у потребителей.

Во-вторых, необходимо знать, как плотность скоплений потребителя или плотность его популяции отражается на процессах жизнедеятельности самого потребителя.

Оба эти взаимодействия часто не остаются независимыми друг от друга. Влияние плотности популяции потребителя на какой-либо функциональный процесс, например питание, у особей из этой популяции может сказываться двумя путями. С одной стороны, уровень рациона зависит от концентрации пищи, а динамика концентрации пищевых объектов обуславливается плотностью питающейся популяции. С другой стороны, обитая и питаясь одновременно большой группой особей, находящихся на незначительном расстоянии друг от друга в том или ином объеме воды (ограниченном при этих условиях даже в море), животные оказывают друг на друга влияние путем выделения метаболитов, конкуренции за пищу, помех при столкновениях или, наоборот, сообща захватывают более крупный объект или отражают нападение хищника. Поэтому плотность популяции должна влиять на все основные процессы жизнедеятельности также через интенсивность взаимодействия между особями. Эти два пути - простых и осложненных косвенных взаимоотношений - предложил рассматривать В. С. Ивлев еще в 1955 г. (Ивлев, 1977), так как они играют большую роль в оценке конечных результатов.

Не касаясь многочисленных работ по взаимоотношениям “хищник – жертва”, остановимся на некоторых уже полученных зависимостях при изучении отмеченных выше двух задач в экспериментах и на природных популяциях или в лабораторных условиях, приближающихся к природным.

Прежде чем анализировать результаты экспериментальных работ, следует рассмотреть некоторые методические вопросы. Экспериментальные исследования довольно часто приводят к разноречивым результатам и даже серьезным ошибкам, так как многие экспериментаторы не учитывают ряд факторов, связанных с поведением или характеристикой опытных организмов или непроверенными условиями постановки опытов. Так, например, эксперименты по дыханию планктона часто проводятся в небольших сосудах, ограничивающих естественную подвижность организмов, в них обычно не определяется действие метаболитов, не оценивается влияние бактериальной флоры, особенно при продолжительных экспериментах, когда бактерии могут действовать на опытных мелких животных угнетающе, не учитываются однозначность размеров и массы, природная подвижность видов, способы плавания и другие экологические особенности. В экспериментах по питанию, кроме отмеченных факторов, не учитываются качество и обеспеченность пищей, доступность её, характер распределения, относительная подвижность хищника и жертвы, способы захвата, поедания, продолжительность переваривания разной пищи и вообще всего процесса питания.

Ещё хуже обстоит дело с экспериментами на так называемой природной воде. В таких экспериментах, как правило, не учитываются ни условия питания организмов в природной среде (неоднородность распределения, состав пищи, концентрация и соотношение составных компонентов пищи), ни плотность самих потребителей, ни объемы сосудов, в которых проводятся все определения. Кроме того, существует проблема лова и сбора проб. Очень трудно определить точно места конкретных скоплений, если они расположены не на поверхности, и еще труднее собрать из этих скоплений те или иные организмы обычными орудиями лова (сетями и батометрами).

В качестве примера неправильного использования “природной воды” можно назвать работу Б. Л. Гутельмахера (Гутельмахер, 1986), который, проводя эксперименты по питанию и не учитывая ни один из перечисленных факторов, получил суточные рационы у *Calanus helgolandicus* в Черном море менее 1 % массы тела. При таких рационах рачки просто не смогут выжить, не говоря уже о росте и размножении. Другим примером недоучета условий по обеспеченности пищей и ее доступности могут служить опыты Н. В. Шадрина и Т. А. Мельник (Шадрин, Мельник, 1981) по влиянию плотности копепода *Acartia clausi* и *Rhincalanus nasutus* на величину рациона особи и ее двигательную активность. Анализ этих материалов приводит к выводу, что уменьшение

рациона произошло от нехватки общей массы пищи в сосудах, а увеличение двигательной активности вызвано большим числом столкновений при большей плотности животных в сосудах и более ограниченным объемом воды, приходящимся на особь. К тому же использованная пища в эксперименте (*Peridinium trochoideum*), по крайней мере для *Rhincalanus*, нетипична (Петипа и др., 1975, табл. 5).

Е. В. Павлова (Павлова, 1987) в обзоре работ по дыханию планктона показала целый ряд ошибок, не учитываемых экспериментаторами и приводящих к противоречивым результатам. Правильная постановка экспериментов с учетом физических и экологических потребностей планктонтов позволила ей получить новые репрезентативные результаты по соотношению и уровню общего, стандартного и основного (Павлова, 1977; Павлова, Минкина, 1982 а, б; 1987) обмена (см. гл. 11, 12).

Таким образом, правильная оценка и реальность результатов экспериментов зависят от тщательности отработки методик и строгости постановки задач.

Теоретическая разработка отмеченных двух задач и проверка выводов на фактическом материале в эксперименте представлена в классической работе В. С. Ивлева (Ивлев, 1977).

Влияние степени концентрации и неравномерности распределения пищевых объектов. Поскольку в природных условиях, как правило, распределение организмов потребителей и кормовых объектов неравномерно, а концентрация их неодинакова, В. С. Ивлев рассматривал последовательно несколько взаимосвязанных явлений. Решая первую задачу на примере рыб и их пищевых объектов, В. С. Ивлев четко продемонстрировал три зависимости - воздействие степени концентрации пищевых объектов на величину рациона; влияние степени неравномерности распределения пищи на рацион; совокупное действие на рацион степени концентрации пищи и степени неравномерности ее распределения. Последние две зависимости были рассмотрены автором впервые, но, к сожалению, они не получили столь широкого признания, как первая, хотя экологическое значение этих зависимостей велико, особенно для реальной оценки кормовой базы в том или ином водоеме.

При рассмотрении первой зависимости - влияния плотности распределения жертв на величину рациона питающихся объектов - автор показал, что не существует линейной зависимости между степенью концентрации пищи и степенью её использования, и что связь между величиной реального рациона (r) и плотностью популяции жертв (p) должна быть пропорциональна разности между величинами реального и максимального (R) рационов. Эта связь выражается уравнением

$$r = R(1 - e^{-\xi p}) \quad (1)$$

или

$$r = R(1 - e^{-kp}) \quad (2)$$

После конкретного подтверждения в эксперименте автор приходит к выводу, что значение максимальных рационов и коэффициентов пропорциональности для потребителей (ξ или k) необходимо для объективной оценки кормовых ресурсов водоема или района исследований. Эта зависимость получила дальнейшее развитие в ряде исследований на различных группах животных.

Для описания второй зависимости В. С. Ивлев ввел показатель агрегатности, который является мерой рассеивания статистических величин и представляет собой поэтому стандартное отклонение. В эксперименте он нашел, что агрегированная пища потребляется более интенсивно, чем равномерно распределенная. Повышение степени агрегатности, по его мнению, должно быть адекватно увеличению концентрации пищевых объектов. Поэтому новый показатель был введен в уравнение первой зависимости. В окончательном виде уравнение для второй зависимости имеет вид:

$$r = (R - p) (1 - e^{-\xi p}) + p \quad (3)$$

или

$$r = (R - \rho) (1 - 10^{-c\xi}) + \rho, \quad (4)$$

где ρ - рацион при абсолютно равномерном распределении пищевых объектов, соответствующий нулевому значению агрегатности. Расчетные данные хорошо совпали с экспериментальными.

Анализ результатов показал, что из 10 вариантов степени агрегатности пищи наиболее высокие рационы, приближающиеся к максимальному, наблюдались в случаях одиночных крупных, с наиболее высокой плотностью скоплений с резкими краями. По мере уменьшения размеров скоплений (даже при высокой плотности и ограниченности) распределение приближалось к равномерному и рационы уменьшались на 1/3. При абсолютно равномерном распределении пищи рационы были вдвое меньше, чем при крупных одиночных скоплениях.

Для совокупного действия обеих зависимостей В. С. Ивлев предложил новое уравнение:

$$r = R [1 - e^{-(\xi p + \chi \xi)}] \quad (5)$$

или

$$r = R [1 - 10^{-(kp + c\xi)}]. \quad (6)$$

Из результатов экспериментов очевидно, что увеличение рационов происходит одновременно с возрастанием концентрации пищи и степени ее агрегатности. Самые высокие рационы наблюдались при наивысшей концентрации пищи и при самом высоком показателе агрегатности, т. е. при одиночных крупных скоплениях. Следует отметить, что увеличение степени агрегатности при неизменной общей концентрации пищи адекватно простому возрастанию концентрации пищевых объектов.

Результаты экспериментов автору удалось проверить на природных взаимоотношениях карпа и бентоса в дельте Волги. Из табл. 8 и рис. 8 его книги (Ивлев, 1977) ясно видно, что максимумы величин рационов карпа соответствуют максимальным значениям показателя агрегатности бентоса, даже если наблюдается непрерывное снижение средней биомассы бентоса.

Таким образом, из всех экспериментов и полевых наблюдений В. С. Ивлева вытекает, что агрегатное, или пятнистое, с высокой концентрацией в пятнах, распределение пищи имеет четкое преимущество в пищевой обеспеченности потребителей, в частности рыб. При таком агрегатном распределении скорость потребления пищи наивысшая.

Интересное исследование роли агрегатности распределения пищи в интенсификации процессов питания и роста планктона проведено П. Кремер и Дж. Кремером (Kremer, Kremer, 1988). Авторы представили модель прерывистого питания и роста при пятнисто распределенной пище. Они показали, что период интенсивного роста особей на пищевом пятне после отсутствия пищи (период голодания) наступает только при определенных условиях, а именно: 1) если скорость потребления пищи в пятне высока и значительно выше, чем при непрерывном потреблении постоянно присутствующей пищи; 2) если происходит затем постепенное снижение высокой интенсивности питания на пищевом пятне; 3) если нет изменений в эффективности усвоения пищи; 4) если низки энергетические траты при питании в пятне. Последнее условие подтверждено наблюдениями над питанием двух видов гребневиков. В пятнах высокой концентрации при прерывистом питании происходит уменьшение энергетических затрат по сравнению с непрерывным питанием. По мнению авторов, в этом сказывается преимущество прерывистого питания и пятнистого распределения пищи.

Влияние увеличения концентрации пищи на величину рациона (первая из описанных зависимостей В.С.Ивлева) изучено рядом экспериментаторов на многих группах животных, в том числе планктонных. Все эти исследования подтверждают выводы В.С.Ивлева, параметры экспериментов описываются аналогичными уравнениями, но с разными коэффициентами пропорциональности. Как видим, эта зависимость по резуль-

татам аналогична второй зависимости - влиянию увеличения степени агрегатности пищевых объектов на скорость их потребления. Поэтому важно рассмотреть, прежде всего, характер изменений других процессов жизнедеятельности и поведенческих актов в зависимости от увеличения концентрации пищи.

На примере двух видов копепод – *Acartia clausi* (Черное море) и *Euchaeta marina*¹ (Средиземное море) - мы показали, как изменяются ряд поведенческих актов и рацион рачков в зависимости от увеличения концентрации водорослей или животной пищи (Петипа, 1977).

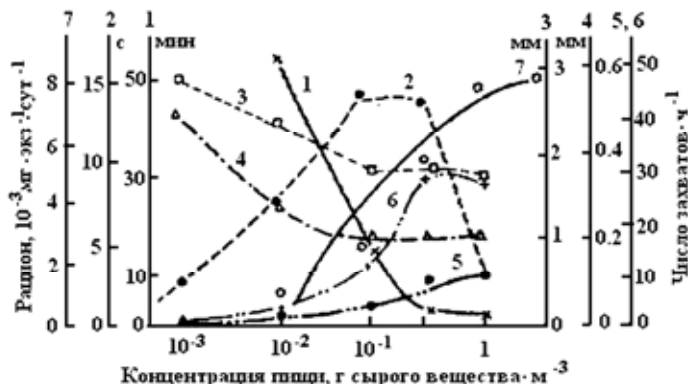


Рис. 1. Зависимость скорости потребления водорослей (суточный рацион) и параметров двигательной активности у *Acartia clausi* Giesbr. от концентрации пищи:

1 – продолжительность охоты; 2 – продолжительность паузы-покоя; 3 – длина непрерывного гребкового плавания; 4 – длина скольжения; 5 – число поимок пищевых объектов за 1 ч; 6 – число промахов при попадении на пищевой объект; 7 – суточный рацион. Продолжительность охоты – это время от конца поедания предыдущей жертвы до нового захвата пищевого объекта, при мгновенном ловле и поедании жертвы равно времени активного поиска пищи

Из рис. 1 следует, что при низких концентрациях водорослей - $0,001\text{--}0,01\text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$ – *Acartia* много времени тратит на движение (максимальные значения длин гребкового плавания и скольжений, минимальная пауза - состояние покоя) и поиск пищи. При мгновенном ловле время поиска пищи равно продолжительности охоты (кривые 1 - 4). При этом количество захватывающих движений - число поимок пищевых объектов и промахов при их ловле - примерно одинаково и очень мало (кривые 5, 6). По мере увеличения концентрации пищи до $0,1\text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$ резко сокращается продолжительность её поиска, или охоты, уменьшаются длины гребкового плавания и скольжений рачка и увеличивается продолжительность периода покоя. Очевидно, при достаточно большой плотности водорослей животному, чтобы обеспечить себя необходимым кормом, нет надобности двигаться с большими скоростями длительное время, и оно может больше времени потратить на отдых (кривая 2). Числа поимок и число промахов при ловле водорослей растут медленно и примерно одинаковы.

При ещё более высокой концентрации водорослей - $0,3\text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$ - у рачков усиливается пищевое возбуждение (как это часто наблюдается у многих хватателей и хищников), что приводит к резкому возрастанию числа промахов. Но так как число поимок водорослей также увеличивается, продолжительность охоты уменьшается (кривая 1), а ве-

¹ В опытные сосуды помещали по 1 рачку в объем воды 20 и 100 мл соответственно.

личины периода покоя и скоростей движений (если судить по длинам гребкового плавания и скольжений) стабилизируются. Дальнейшее увеличение степени концентрации пищи до $1 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ (50 тыс. кл. $\cdot \text{л}^{-3}$) приводит к некоторому возрастанию активности рачка, так как пауза резко сокращается, но скорости движения остаются на низком уровне, а продолжительность охоты уменьшается совсем незначительно. Число поимок возрастет ещё в большей степени, а число промахов стабилизируется, оставаясь на высоком уровне (параметры движения и покоя у *Acartia* при низких концентрациях определены С. А. Пионтковским, при высоких концентрациях, как и параметры питания - нами). Описанные изменения и сочетание поведенческих актов обуславливают интенсивное увеличение скорости потребления пищи и суточного рациона при увеличении плотности пищевых объектов и выход его на плато при высоких концентрациях водорослей - 800 более $0,5 - 1,0 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$, $250 - 500 \text{ кал} \cdot \text{м}^{-3}$ (кривая 7).

Таким образом, уменьшение в целом двигательной активности *Acartia* при достижении плотной концентрации пищи в сочетании с увеличением времени пребывания рачков в активном состоянии, при более быстром росте числа промахов по сравнению с числом поимок водорослей, приводит к относительной стабилизации суточного рациона или медленному его возрастанию. Иначе говоря, описанная картина представляет механизм процесса потребления пищи по мере увеличения её концентрации у планктонных ракообразных. Этот механизм определяет также выход суточного рациона на плато при высоких значениях концентрации пищевого материала.

Данная зависимость хорошо описывается уравнением В. С. Ивлева (Ивлев, 1977) в модификации Т. Парсонса с соавторами (Парсонс и др. 1982):

$$r = R [1 - e^{-\frac{5(p - p_0)}{p_0}}] \quad (7)$$

В это уравнение, кроме отмеченных выше величин, входит величина p_0 - минимальная концентрация пищи, при которой начинается её потребление.

Для *Acartia clausi* уравнение суточного рациона при питании *Prorocentrum micans* имеет вид:

$$r = 0,0185 [1 - e^{-(72,8 - p) \cdot 0,000386}] \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \quad (8)$$

Здесь p и p_0 выражены в $\text{кал} \cdot \text{м}^{-3}$. Температура воды в экспериментах $22 - 25^\circ \text{C}$ (Экологическая физиология ..., 1971). В опытах по определению у рачков баланса вещества и энергии уравнения для *Acartia clausi* имеют другие коэффициенты: при питании водорослью *Prorocentrum micans* (39 мкм) в тех же условиях

$$r_1 = 0,033 [1 - e^{(7,0 - p) \cdot 0,000108}] \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \quad (9)$$

при питании другой водорослью – *Glenodinium foliaceum* (40 мкм)

$$r_2 = 0,013 [1 - e^{(15,0 - p) \cdot 0,0005}] \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \quad (10)$$

Сопоставляя собственные и литературные данные о зависимости величин суточных рационов от концентрации различных видов корма у планктонных животных, можно заметить, что уровень максимальных рационов даже у одного и того же вида не остается неизменным (рис. 2). Очевидно, не только концентрация, температура или другие условия, но и вид пищи оказывает существенное влияние на скорость её потребления. По-видимому, здесь имеет значение предпочтительность для данного животного того или иного вида корма. Например, копеподы из различных перидиней выбирают более крупные формы, а из диатомей - крупные и округлые, несмотря на более низкие их концентрации, чем у мелких форм. Это подтверждается возрастанием у копепод суточных скоростей потребления водорослей при равной численности последних в среде, но при увеличении их размеров (Петипа, 1981). Имеются и другие причины предпочтительности

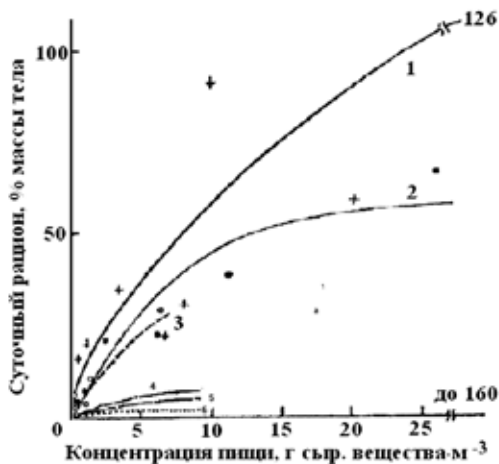


Рис. 2. Зависимость суточного рациона у *Acartia clausi* от концентрации разной пищи:

1 – опыт 1 на *Prorocentrum micans* при 17–18,5°С; 2 – опыт 2 на *P. micans* при 22–25°С; 3 – опыт 3 на *Glenodinium foliaceum* при 23°С; 4, 5, 6 – опыты, соответственно, на *Asterionella japonica*, инфузориях и *Ditylum brightwellii* при 17 – 18,5°С

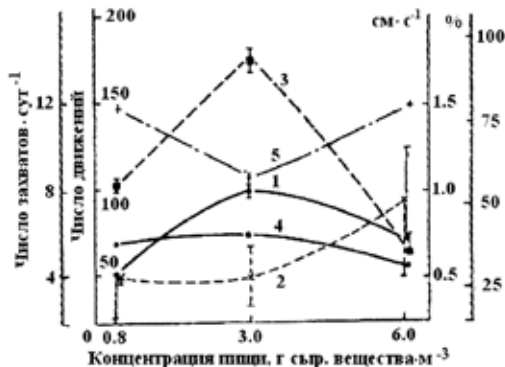


Рис. 3. Зависимость параметров захвата пищевых объектов и движения у *Euchaeta marina* Prestandrea от концентрации животной пищи при 20–22°С:

1 – число поимок жертв в сутки; 2 – число промахов в сутки при нападениях на жертву; 3 – общее число движений в течение 10 мин; 4 – скорость движения во время активного поиска, см · с⁻¹; 5 – соотношение периодов покоя и движения, %

природных видов пищи, например динамика биомасс разной пищи по мере колебаний ее соотносительного количества.

Отмеченный факт изменения уровня максимального рациона у того или иного животного в зависимости от вида корма надо учитывать при изучении роли скопленных в характере изменений рационов и других процессов жизнедеятельности. Так, у *Acartia clausi* и *Centropages ponticus* для достижения максимальных рационов и удовлетворения потребностей роста и обмена, что происходит при рационах (в % массы тела) 50–70 у *Acartia* или 30 у *Centropages*, концентрация разных водорослей в среде или скоплениях не должна быть менее 6–15 или 3–4 г · м⁻³ соответственно (3–7,5 или 1,5–2 ккал · м⁻³) (Экологическая физиология ..., 1971).

Действие увеличения концентрации пищи не всегда оказывается однозначным, т. е. не всегда с повышением концентрации увеличивается рацион, изменяется быстро или медленно скорость потребления пищи и многих других процессов. Это можно видеть на примере планктонного хищника *Euchaeta marina* из Средиземного моря (Петипа, 1977). С увеличением концентрации жертв (*Temora* – 1,3 мм, *Oithona* – 1 мм) до 3 г · м⁻³ (3,3 ккал · м⁻³) вследствие усиления пищевого возбуждения возрастают общая двигательная активность и число поимок пищевых объектов (рис. 3, кривые 3, 1), хотя скорость движения увеличивается незначительно (кривая 4). Количество промахов при ловле жертв до кон-

центрации $3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ не изменяется (кривая 2). В связи с ростом концентрации пищи и более частыми поимками жертв уменьшается продолжительность поиска, охоты и лова жертвы (рис. 4, кривые 1, 2, заштрихованная область). Уменьшается также продолжительность поедания пойманного организма (кривая 3). Такое сочетание поведенческих параметров приводит к резкому увеличению рациона (кривая 4) и в целом эффективности потребления пищи, или питания (кривая 5, см. подпись к рис. 4 (Петипа, 1977); параметры движения определены Н. А. Островской, все остальные, связанные с питанием, - нами).

Дальнейшее возрастание концентрации пищи до $6 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ приводит хищника в еще большее возбуждение, при котором число промахов при нападении на жертву увеличивается, а число поимок уменьшается. Общая двигательная активность при этом понижается (рис. 3, кривые 3 - 5), как и продолжительность лова и поедания жертвы (рис. 4, заштрихованная область, кривая 3). Продолжительность поиска и охоты остается примерно на одном уровне, как при $3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$.

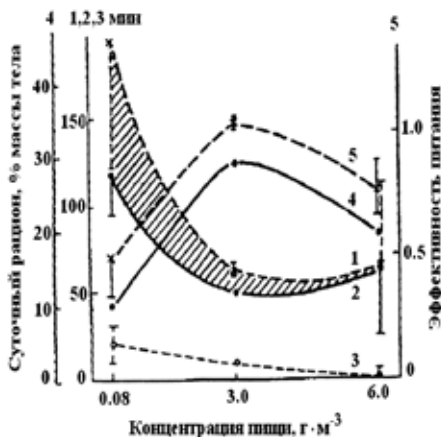


Рис. 4. Изменение продолжительности охоты (1), поиска (2), лова (заштрихованная область), поедания жертвы (3), суточного рациона, % массы тела, выраженной в энергетических единицах (4), и эффективности питания (в долях) (5) у *Euchaeta marina* в зависимости от концентрации животной пищи при 20-22°С.

Продолжительность поиска жертвы — время от конца поедания предыдущей жертвы до первого броска на новую жертву. Продолжительность лова жертвы — время между началом первого нападения на жертву и её захватом. Продолжительность поедания жертвы — время от момента её захвата (или части жертвы) до конца заглатывания всей жертвы (или ее части). Эффективность питания, или потребления пищи — отношение суммы потребленных жертв или частей их (т.е. всей массы съеденной пищи) к общему числу или массе пойманных пищевых объектов

Очевидно, при большой плотности жертв и сильном возбуждении хищника животные мешают друг другу нормально двигаться и питаться, поэтому уменьшаются число поимок и величины суточного рациона, а, следовательно, и, эффективность питания. Описанный комплекс поведенческих актов определяет механизм процесса питания у хищников с ростом концентрации пищи.

Таким образом, в случае хищничества, может наблюдаться оптимум концентрации пищи ($3 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$), при котором скорости потребления пищи и рационы хищника наивысшие. Этот факт надо также учитывать при оценке скоростей функциональных процессов в природных скоплениях.

Воздействие увеличения концентрации пищи сказывается определенным образом не только на характере изменения рационов. Аналогичные изменения претерпевает процесс выделения не переваренной пищи, в частности твердых остатков - фекалий. Изменение скорости выделения фекальных комков имеет тот же характер, что и скоростей потребления пищевых объектов (рис. 5, сравните с рис. 2).

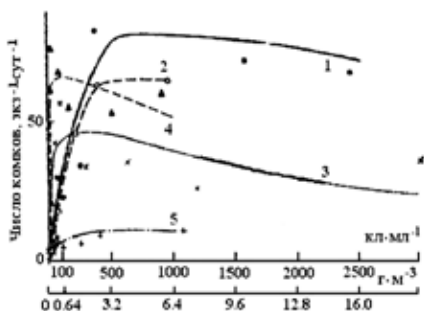


Рис. 5. Зависимость скорости выделения фекальных комков самками *Centropages ponticus* (1, 2; $t = 25^\circ\text{C}$), *Acartia clausi* (3, 4; $t = 20^\circ\text{C}$) и *Oithona minuta* (5; $t = 20^\circ\text{C}$) от концентрации водорослей при равномерном питании: 1, 3 – *Prorocentrum micans*; 2, 4, 5 – *Glenodinium foliaceum* (средние данные из трех серий экспериментов по каждому виду пищи)

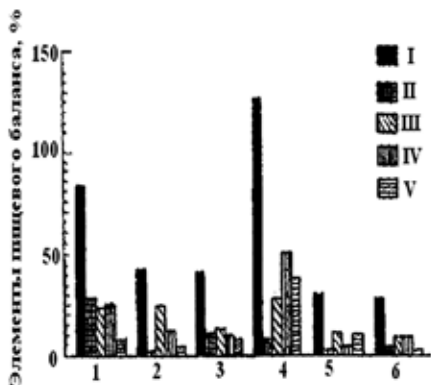


Рис. 6. Суточные показатели пищевого баланса (I – рацион; II – накопление органического вещества в теле; III – траты при дыхании; IV – твердые экскреты-фекалии; V – жидкие органические выделения) у массовых тропических копепод из олиготрофной океанической зоны в Тихом океане при потреблении смешанной пищи (ракообразные, водоросли, бактерии) в % содержания энергии в теле при $27-28^\circ\text{C}$: 1 – *Undinula darwini*; 2 – *Pleuromamma abdominalis*; 3 – *Euchaeta marina*; 4 – *Oncaea sp.*; 5 – *Candacia aethiopica* (животные были активны, но в некоторых опытах питались слабо); 6 – *Rhincalanus nasutus*, *R. Cornutus*

Здесь важно отметить, что максимальные уровни скоростей выделения не переваренных остатков так же, как и рацион, оказываются различными в зависимости от вида потребителя и вида корма (Петипа, 1981). Поэтому в обильных скоплениях различной пищи, даже при одной и той же высокой концентрации, разные потребители будут выделять резко различающееся количество фекальных масс, что, в свою очередь, необходимо учитывать при оценке деструкционных процессов в экосистемах.

Влияние степени концентрации пищевых объектов на основные процессы жизнедеятельности потребителя можно продемонстрировать на материалах по пищевому балансу у копепод из различных по трофности районов океана. Эти материалы получены в экспериментальных условиях, приближающихся по пищевым показателям к природным.

В олиготрофных океанических областях, где средняя биомасса планктона в столбе воды 0 – 100 м не превышает 100 – 300 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ сырого вещества или 50 – 200 $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$, имеются узкие слои вблизи градиентов факторов среды со значительными скоплениями планктона. В слое толщиной 8 м на этих границах биомасса планктона может составлять 1,0 – 1,5 $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$ и более (Петипа и др., 1974).

Определения всех компонентов пищевого баланса проводили при максимально возможной для этих районов (с учетом мелких и крупных форм, не улавливаемых сетями) концентрации планктона, равной 3 $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$. На рис. 6 в процентах массы тела, выраженной в энергетических единицах (исходные данные получены в

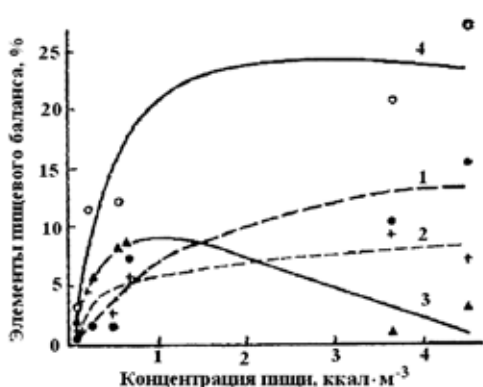


Рис. 7. Зависимость элементов пищевого баланса у *Acartia clausi* из Черного моря от концентрации водорослей в % содержания энергии в теле при 17-18,5 °C:

1 - накопленное органическое вещество в теле; 2 - траты при дыхании; 3 - твердые экскреты-фекалии; 4 - суточный рацион (без учёта жидких выделений)

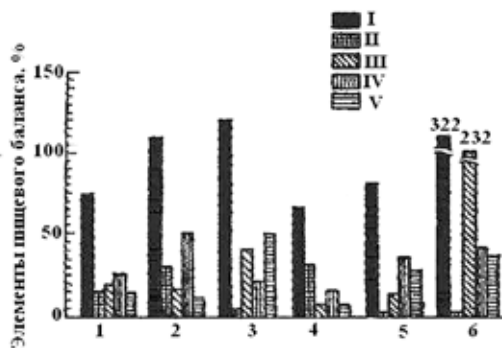


Рис. 8. Суточные показатели пищевого баланса (I - рацион; II - накопление органического вещества в теле; III - траты при дыхании; IV - твердые экскреты-фекалии; V - жидкие органические выделения) в зоне Перуанского апвеллинга при потреблении смешанной пищи (мелкие Calanoida, инфузории, водоросли, бактерии) в % содержания энергии в теле при 17-19° C:

1 - *Paracalanus aculeatus* u *P. parvus*; 2 - *Clausocalanus mas-tigophorus*; 3 - *Rhincalanus nasutus*, *R. cornutus*; 4 - *Eucalanus attenuatus*; 5 - *Oncaea* sp; 6 - *Oithona* sp.

углеродных единицах, переведенных затем в калории), показаны суточные скорости процессов накопления вещества в теле, трат на дыхание и выделения твердых и жидких не переваренных и не усвоенных остатков пищи.

Сопоставление балансовых составляющих свидетельствует о значительной роли дыхания у основных видов копепод. Скорости трат на дыхание равны или в 3 - 10 раз больше скоростей увеличения прироста тела. Скорость выделения фекальных масс равна или только в 1,5 - 3 раза выше скорости выделения жидких экскретов. Аналогичный характер соотношения скоростей тех же процессов получен в эксперименте у черноморской *Acartia clausi* при близких концентрациях пищи (рис. 7). При концентрациях до 1 ккал·м⁻³, соответствующих средним биомассам олиго- и мезотрофных районов, энергетические траты превышают накопление вещества в теле. При концентрациях пищи более 1,5 - 3 ккал·м⁻³, что обычно наблюдается в олиготрофной зоне только при наличии скоплений планктона, рост массы тела начинает превалировать над расходами (Петипа, 1966; Petipa, 1978).

С концентрации 1,5 ккал·м⁻³ начинаются отложение запасного капельного жира у *Calanus helgolandicus* из Черного моря и откладка яиц (Петипа, 1981). У *Pseudocalanus elongatus* из Северного моря отложение жира в запас начинается при более низкой концентрации пищи - 300 - 500 кал·м⁻³ (Breteler Klein, Gonzales, 1988) в связи с более низкой

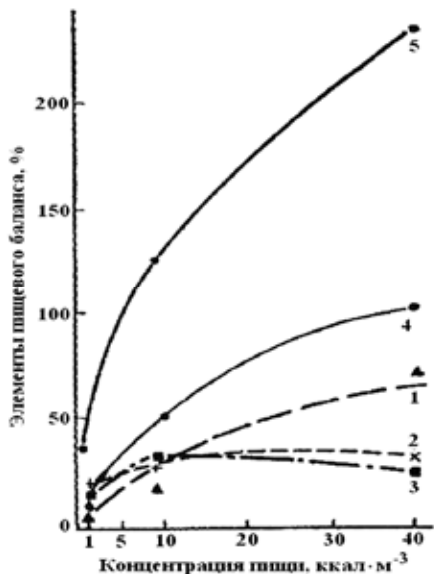


Рис. 9. Зависимость элементов пищевого баланса у *Acartia tonsa* из зоны Перуанского апвеллинга от концентрации смешанной пищи в % содержания энергии в теле при 17-19° C:

1 - накопленное органическое вещество в теле; 2 - траты при дыхании; 3 - твердые экскременты-фекалии; 4 - жидкие экскременты; 5 - суточный рацион

концентрации 1 - 3 ккал·м⁻³ потери при дыхании были вдвое выше накопления вещества в теле, а количество твердых и жидких выделений различалось незначительно. При высоких концентрациях - 30 - 40 ккал·м⁻³ - скорость трат при дыхании была, наоборот, в 2 - 2,5 раза ниже скорости накопления вещества в теле. Резко возросла скорость выделения твердых фекалий (2 - 3,5 раза) по сравнению с жидкими (рис. 9) (Петипа и др., 1975). Величины суточных рационов разных видов копепоид в очень богатых скоплениях планктона в водах апвеллинга достигают 70 - 320 % массы тела.

Таким образом, если в олиготрофных областях океана, даже при наивысшей здесь плотности скопления планктона, животные тратят основную часть энергии рациона на поиск и добывание корма, то в богатых водах апвеллингов в очень обильных скоплениях пищи плотная концентрация потребителей использует большую часть своего рациона на прирост массы тела. Значительно увеличивается здесь значение твердых фекалий по сравнению с олиготрофными областями.

Изучая влияние плотности смеси пищевых объектов и плотности потребителя - хищника на рацион последнего, В. С. Ивлев рассмотрел явление избирательности в питании, или элективности. Элективность *E* пищевого объекта определяется как отно-

температурой обитания вида.

Величина суточных рационов у исследованных видов в олиготрофных водах в зоне наибольших скоплений колеблется от 40 до 130 % массы тела.

Противоположный характер изменений скоростей рассматриваемых процессов наблюдается в самых богатых областях океана, в наиболее обильных скоплениях планктона. Например, в зоне Перуанского апвеллинга в Тихом океане при выходе холодных вод на поверхность и бурном развитии на их границах бактерий, фито- и зоопланктона биомасса каждой из групп достигает нескольких десятков граммов в одном кубическом метре, или 30 - 50 ккал·м⁻³. При таких условиях в экспериментах наибольшая часть потребленной энергии используется копеподами, поедающими растительную и смешанную пищу, на увеличение массы тела и выделение фекальных твердых остатков (рис. 8). Только у хищников или хищничающих форм траты на дыхание по-прежнему высоки (Петипа и др., 1975). Очевидно, это связано с излишним возбуждением и всякого рода поехомами для обильной популяции хищника при лове очень многочисленных жертв (см. выше, рис. 3, 4). Близкая картина изменений процессов жизнедеятельности наблюдалась у *Acartia tonsa* из Перуанского апвеллинга при потреблении смешанной пищи. При

шение разности между относительным значением этого объекта в рационе и среде (в %) к сумме тех же величин (Ивлев, 1977). Элективность изменяется от -1 до +1. Положительные значения соответствуют предпочтению данного пищевого компонента, отрицательные - избеганию.

Обобщая результаты экспериментов по элективности, проведенных в разных условиях на рыбах, питающихся донными или планктонными организмами, В. С. Ивлев пришел к следующим выводам.

1. С увеличением плотности всех пищевых объектов увеличивается элективность предпочитаемых и уменьшается элективность избегаемых форм.

2. При стабилизации концентрации пищи абсолютные значения в рационе предпочитаемых объектов питания до некоторой критической концентрации изменяются незначительно.

3. После достижения критической концентрации предпочитаемых форм соответствующая им часть рациона уменьшается и наступает нарушение взаимодействия хищника и жертвы.

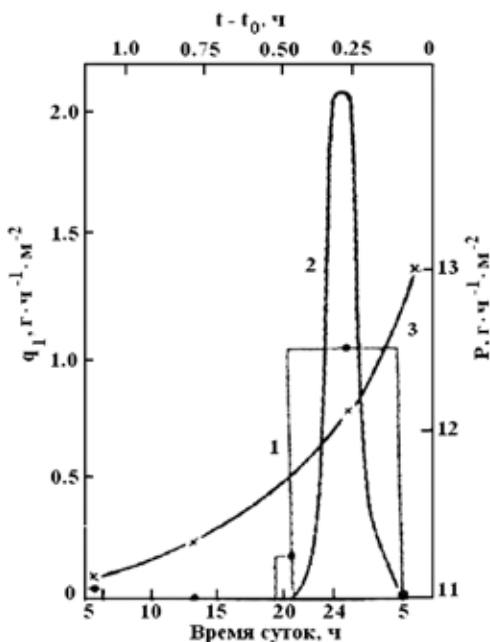


Рис. 10. Изменение скорости неравномерного выедания (q_1) фитопланктона веслоногим рачком *Calanus helgolandicus* (*ponticus*) в Черном море в течение суток и зависимость продукции фитопланктона (P) от продолжительности периода выедания ($t - t_0$), смещенного к ночи:

1 – экспериментально-полевые наблюдения по питанию и выеданию; 2 – теоретическая кривая выедания, соответствующая уравнению для (q), приведенному в тексте; 3 – продукция фитопланктона, вычисленная по уравнению для P , приведенному в тексте

4. По мере выедания компонентов пищи избираемость предпочитаемых форм растет, затем, достигнув некоторого максимума, падает. Первое место по предпочитаемости занимает пищевой объект, ранее стоявший на втором месте. Избираемость других компонентов по мере выедания предпочитаемых форм начинает возрастать. Подобная картина наблюдалась и в наших экспериментах по кормлению копепод смешанной пищей разных концентраций (Экологическая физиология ..., 1971).

5. При одновременном увеличении плотности хищника и плотности жертв показатели элективности начинают расходиться - увеличивается еще более элективность предпочитаемых форм и резко уменьшается избегаемость остальных объектов. Этот процесс наблюдается до определенного значения плотности хищника, где расхождение показателей элективности наиболее сильное. По мнению автора, изменение элективности в этом процессе связано с поведени-

ем рыб, которые получают возможность в связи с увеличением их численности, поедать корм высокой концентрации из меньшего объема. Однако при еще большем возрастании плотности хищника животные менее разборчиво потребляют разный корм, так как мешают друг другу при лове пищевых объектов, и это снижает расхождение показателей элективности.

Общий рацион при резком увеличении концентрации хищников падает.

6. По мере увеличения агрегатности смеси пищи элективность предпочитаемого корма возрастает и наблюдается более глубокое расхождение показателя E между предпочитаемыми и избегаемыми организмами. Но при неизменной средней плотности смешанной пищи увеличение агрегатности адекватно увеличению концентрации пищевой смеси, так что общий рацион растет.

Анализируя имеющиеся у нас материалы по влиянию степени концентрации пищи на процессы роста, дыхания и пищеварения, мы видим, что нельзя считать это воздействие однозначным. При таких оценках необходимо учитывать пороговые значения концентрации, при которых меняется направленность физиологических процессов. Физиологические эксперименты необходимо также сопровождать этологическими наблюдениями, которые дают возможность объяснить механизм изменения направленности и характера процессов.

Обсуждая эти данные, можно полагать, что агрегирование в море пищевых объектов, т. е. образование скоплений с увеличением концентрации организмов до некоторых пределов, должно быть выгодным для потребителя, так как возникает возможность полнее удовлетворять свои потребности и меньше затрачивать при этом энергии.

В природе при эволюционном развитии выработался механизм создания для каждого вида наилучших условий обеспечения себя пищевыми ресурсами. Это можно видеть на примере взаимоотношений в Черном море между массовым крупным видом копепода *Calanus helgolandicus* (по новой классификации черноморский *Calanus helgolandicus* (Claus) назван *Calanus ponticus* (Fleminger, Hulsemann, 1987)) и фитопланктоном.

В наших работах путем прямых исследований популяции *Calanus helgolandicus* (*ponticus*) в устойчивой зоне западной половины Черного моря (Петипа, 1964; 1966; 1967 а; 1967 б; Петипа и др., 1965) и математического анализа этих материалов (Петипа, Макарова, 1969; Петипа, 1981) было показано, что подъем старших возрастных стадий *Calanus* плотной массой (170 - 500 экз.·м⁻³, 1 рачок в 2 - 5 л) к верхней границе термоклина в конце светового дня и интенсивное питание в течение нескольких часов ночью обеспечивают, с одной стороны, высокую продукцию и большую наличную массу фитопланктона к указанному времени, а с другой - более рациональное и полное использование кормовой базы рачками (рис. 10). Днем рачки находятся на нижней границе зоны своего обитания (75 - 120 м) почти без движения (здесь плотность их равна плотности воды), практически не питаются, но переваривают пищу, захваченную в верхних слоях. В нижних слоях *Calanus* мало и постепенно расходует свои запасы питательных веществ. Это состояние относительного покоя сходно с известной диапаузой для веслоногих рачков, наблюдаемой в немиграционный период (Alldredge et al., 1984).

Описанные процессы выедания фитопланктона рачком *Calanus* и развития водорослей могут быть выражены уравнениями (Петипа, Макарова, 1969).

Скорость неравномерного выедания q' описывается уравнением

$$q' = \frac{B_0 e^{(k-k_1)t} - B_1}{1 - e^{(k-k_1)(t-t_0)}} (k-k_1) [1 + \sin(\alpha t + \varphi)], \quad (11)$$

или

$$Q = A (t - t_0), \quad (12)$$

где k - мгновенная скорость деления клеток фитопланктона, равная $\ln 2 / \tau$, B_1 - конечная биомасса фитопланктона, равная начальной биомассе $B_0 - 2t / \tau$; t_0 - время начала наблюде-

ний; t - время конца периода наблюдений; τ - время между двумя последовательными делениями клеток; k_1 - мгновенная скорость смертности водорослей; A - амплитуда кривой выедания; Q - общая масса съеденной пищи за время $t - t_0$.

Продукция фитопланктона (P) рассчитана по уравнению

$$P = \frac{B_0 e^{(k-k_1)t} - B}{1 - e^{(k-k_1)(t-t_0)}} (k - k_1)(t - t_0) + M. \quad (13)$$

Здесь M - биомасса отмерших водорослей за период $t - t_0$.

В результате такого режима у *Calanus* поддерживаются высокие рационы, интенсивное откладывание яиц и более экономный расход энергии. Последнее можно видеть при сравнении удельных суточных трат энергии популяциями мигрирующего *Calanus helgolandicus* и немигрирующей *Acartia clausi*. Суточные траты энергии на обмен с учетом очень высоких расходов на миграции у *Calanus* (Петипа, 1981) не превышают трат энергии у относительно равномерно питающейся в течение суток популяции *Acartia*, все время находящейся и движущейся в верхних слоях над термоклином (Петипа, 1967 а).

О выгоды подъема рачков при миграциях плотной массой свидетельствует зависимость, обнаруженная Э. Л. Зеликман (Зеликман, Гейнрих, 1959; Зеликман, 1977) - увеличение плотности скоплений планктона синхронизирует ритмы суточных вертикальных миграций.

В свою очередь, миграции определяют прерывистость питания и отчасти пятнистость распределения пищи, а последние две особенности, как это было показано ранее (Петипа, Makarova, 1969; Kremer, Kremer, 1988), повышают рацион, интенсифицируют рост и уменьшают траты на обмен. Описанный механизм функционирования природных популяций растительноядных копепоид и механизм взаимоотношения их с фитопланктоном (Петипа, Makarova, 1969) подтверждены наблюдениями Дж. Энрайта (1977, - цит. по (Петипа, 1981)).

Влияние плотности и неравномерности распределения потребителя. Рассмотрение второй задачи - о влиянии плотности потребителя на функциональные процессы самого потребителя - проводилось рядом исследователей, как в эксперименте, так и на природных популяциях. При этом изучались или отдельные функциональные процессы, или их комплекс.

В ряде работ исследовалась зависимость скорости дыхания группы особей от их плотности в опытных сосудах. Степень изменения скорости дыхания зависит и от плотности организмов, и от объема опытного сосуда. В серии работ Е. В. Павловой, обобщенных в монографии (Павлова, 1987, Pavlova, 2006), по определению в эксперименте общего, стандартного и основного обмена было показано, что увеличение объема сосудов от 5 - 6 до 20 раз у разных видов может вызывать усиление дыхания за счет большей подвижности от 2 - 3 до 10 раз, а увеличение в 3 - 10 раз плотности посадки животных в сосуде (от 0,004 до 0,04 мг сухой массы·мл⁻¹) уменьшает величины общего и стандартного обмена в 2 - 4 раза (Павлова, 1987, с. 127, рис. 41, табл. 29 - 31).

У некоторых видов скорость дыхания остается на одном уровне. По мнению Е. В. Павловой, изменение интенсивности обмена при отсутствии элементарных погрешностей методик в первую очередь зависит от экологических особенностей видов планктона, прежде всего от их естественной подвижности. Так, у черноморских *Calanus* и *Pleurombrachia* общий обмен увеличивался ночью за счет усиления подвижности в 3 - 4 раза, днем в 2 - 3 раза. В опытах Ю. А. Рудякова (1981, - цит. по (Павлова, 1987; Pavlova, 2006)) с остракодами, которые практически не двигались, интенсивность дыхания не изменялась. Такая же картина нередко наблюдалась в работах других исследователей, когда повышение концентрации животных в опытах от 2 - 3 до 10 раз никак не меняло величину их энергетического обмена.

В наших опытах по измерению дыхания у *Acartia clausi* при разной температуре

(Петипа, 1966) во время отработки методики обнаружено снижение скорости потребления кислорода в среднем в 2 раза, если на особь приходился 1 мл морской воды, по сравнению с меньшей в 2 - 3 раза плотностью организмов в тех же сосудах. Дальнейшие наши исследования показали, что для копепод типа *Acartia* оптимальный объем воды для оценки пищевых и обменных процессов не должен быть ниже 10 - 20 мл на особь. Для североморского *Calanus finmarchicus*, размеры которого втрое больше, чем *Acartia*, необходимо не менее 70 мл воды на особь для осуществления нормального дыхания (Marshall, Orr, 1972).

Уменьшение величин дыхания в зависимости от увеличения концентрации организмов или их индивидуальной массы обнаружили К. М. Хайлов и А. Е. Попов (Хайлов, Попов, 1983). Авторы показали, что у разных групп водорослей, хищномид, ракообразных, моллюсков и рыб в диапазоне массы тела 5 порядков удельная скорость дыхания при увеличении концентрации животных в опыте снижается по степенному закону с увеличением введенного ими коэффициента K_w , равного количеству сухой массы всех организмов в опыте в единице объема.

Сравнение хищничества у *Epischura lacustris* в эксперименте и природных условиях озера Норфорд провели С. Л. Фолт и П. С. Шульце (Folt, Schulze, 1988). Они показали, что скорость потребления науплиусов калянид в опыте при возрастании плотности *Epischura* от 2 до 6 экз. \cdot л⁻¹ убывает на 50%. Дальнейшее убывание скорости хищничества наблюдается при возрастании плотности хищника от 12 до 24 животных в 1 л. В природе плотность *Epischura* колеблется примерно от 1 до 11 экз. \cdot л⁻¹. Однако при средней природной плотности 3 экз. л⁻¹ скорость хищничества у *Epischura* может быть вдвое выше, чем при средней опытной плотности равной 5,3 экз. \cdot л⁻¹. Очевидно, убывание в опыте скорости хищничества при увеличении плотности хищника связано с помехами, вызванными возбуждением хищника и воздействием рачков друг на друга. Вместе с тем природная средняя плотность 3 экз. \cdot л⁻¹ может быть для *Epischura* оптимальной.

Не будем останавливаться на хорошо известных экспериментах по групповому дыханию рыб; отметим лишь наблюдающееся закономерное уменьшение скорости потребления кислорода в стайках рыб (ставрида, хамса, барабуля и др.), т. е. в группах с большой плотностью особей.

Таким образом, в экспериментальных условиях четко проявляется зависимость уменьшения скоростей дыхания и питания у планктонных животных при увеличении их плотности.

Аналогичная картина наблюдается в природных популяциях. Здесь также увеличение плотности популяции отражается на целом ряде функциональных процессов.

На примере популяции *Acartia clausi* из Севастопольской бухты по годичным наблюдениям Н.В. Шадрина и И.Ю. Прусовой (устное сообщение) показана четкая связь соотношения “малой” и “большой” форм *Acartia* с общей плотностью популяции или ее морф и температурой. Проведя статистический анализ, авторы обнаружили, что размер самок “большой” формы определяется концентрацией особей этой формы в большей степени, чем общей плотностью популяции, а размер самок “малой” формы не зависит ни от ее численности, ни от общей плотности популяции. Доля же самцов и “малой”, и “большой” форм увеличивалась достоверно и не линейно с ростом концентрации каждой из форм. Связь численности “малой” формы с плотностью популяции при низких температурах отрицательна, при высоких - положительна. Для “большой” формы наблюдается обратная картина.

Полученные материалы позволили Н.В. Шадрину утверждать, что размерная и половая структуры *Acartia* в Севастопольской бухте реально связаны с плотностью её популяции и температурой. Здесь одним из механизмов регуляции численности полиморфной популяции может быть изменение соотношения количеств различных морф, каждая из которых в определенных условиях функционирует более эффективно. Так, “малая” форма обеспечивает более полное использование пищевых ресурсов в теплое время, “большая” - существование популяции в холодное время и поддержание её в неблагоприятных условиях.

Изучая значение полиморфизма для популяций, Н.С. Абросов и А.Г. Боголюбова пришли к сходному общему выводу - полиморфизм снижает зависимость популяций от экологических условий (Абросов, Боголюбова, 1988).

Близкий характер изменений размерной структуры - уменьшение размеров тела в связи с повышением температуры и понижением концентрации фитопланктона от весны к лету - наблюдается в Северном море у популяций *Temora longicornis* и *Pseudocalanus elongatus* (Breteler Klein, Gonzales, 1988). При этом у обоих видов (но в разной степени) масса единицы длины тела больше при высокой температуре.

На высоком методическом уровне выполнен ряд работ Э. А. Зеликман. В работе Э. А. Зеликман и А.К. Гейнрих (Зеликман, Гейнрих, 1959) по влиянию плотности популяций у Cyclopidae на выживаемость (смертность), продолжительность развития, метаморфоз показано существование оптимума плотности, при котором все процессы благоприятны для популяции. Повышение плотности у генетически однородных циклопов сверх оптимума при избытке корма тормозится усилением смертности и удлинением срока постэмбрионального развития. По мнению авторов, усиление смертности и увеличение продолжительности развития стабилизируют плотность популяции на оптимальном уровне при начавшемся перенаселении. Повышение плотности на разных стадиях постэмбрионального развития вызывает различную интенсивность элиминации, изменение продолжительности и скорости развития особей (до 3 - 4 раз) со сменой соотношения возрастных групп в популяции. Э. А. Зеликман считает, что зависимость популяции циклопов от плотности выражается в степени успешности осуществления некоторых сторон их жизнедеятельности.

Н.В. Шадрин (Шадрин, 1990) на основе экспериментальных данных разработал теоретическую модель влияния плотности популяции на элементы баланса и развития особей. Он показал, что большая плотность популяции при одном и том же количестве пищи приводит к уменьшению и колебаниям рационов каждой особи, разнообразию сроков развития, укорочению их, наступлению половозрелости у части популяции при меньших дефинитивных размерах. Такая более разнообразная структура популяции обеспечивает большую её устойчивость. В данном случае изменение плотности может выступать как механизм саморегуляции популяционной системы.

Итак, если по мнению Э.А. Зеликман и А.К. Гейнрих усиление смертности и увеличение продолжительности развития при избытке пищи являются регулирующими факторами поддержания плотности популяции на оптимальном уровне, то по представлению Н. В. Шадрина сама плотность популяции и её увеличение при отсутствии притока пищи регулируют структуру и поддерживают устойчивость популяции на том или ином уровне.

* * *

Сопоставление значения концентрации пищи и плотности потребителя для процессов жизнедеятельности питающихся особей, а также степени агрегированности пищи и потребителя приводит к следующим соображениям и выводам.

1. Увеличение концентрации пищи равноценно по действию увеличению степени её агрегатности, или пятнистости, которая сопровождается ростом концентрации заключенных в пятне пищевых объектов. Поэтому все зависимости, связанные с влиянием концентрации пищи, могут быть перенесены на воздействие степени агрегатности пищевых объектов.

2. Увеличение концентрации пищи или её агрегатности отражается на всех элементах пищевого баланса особей - резко возрастают рацион и элективность предпочитаемых объектов, а также количество непереваренных остатков нищи, с более медленно увеличивающейся скоростью используется вещество на энергетический обмен и накопление массы тела. В целом, повышение концентрации пищи и её агрегатности оказывается выгодным для потребителя, так как при этом наблюдаются большая скорость питания и лучшая обеспеченность животных пищей.

3. Действие концентрации пищи при её росте не является однозначным. Существуют пороговые, или предельные концентрации, при которых меняются скорости, характер или направленность функциональных процессов.

При повышении концентрации пищи в среде или отдельных пятнах в олиготрофных районах океанов до $0,25 - 1 - 3 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$ ($0,5 - 1,0 - 3,0 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$), а в эвтрофных - до $10 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$ и более (несколько десятков граммов на кубический метр) обычно наблюдается изменение скоростей функциональных процессов, их уменьшение или более стационарный характер (выход кривых на плато). При этом изменение скоростей и характера функциональных процессов обуславливается изменением величин и определенным сочетанием поведенческих актов у потребителя. Этот комплекс поведенческих актов определяет механизм происходящих процессов.

При исследовании элементов баланса вещества и энергии можно видеть, как меняется их характер до и после пороговых значений концентрации пищи. При низких концентрациях рацион растет быстро, усвояемость - медленно или держится на одном уровне, или падает, траты на дыхание выше, чем накопление массы тела, количество жидких и твердых экскретов примерно одинаково. При концентрациях выше пороговых рационы увеличиваются, а усвояемость снижается, но оба процесса протекают более медленно (или кривые выходят на плато), траты при дыхании намного ниже накопления массы тела, масса твердых экскретов значительно выше, чем жидких.

4. Увеличение концентрации пищи сверх пороговой у растительноядных копепод приводит к достижению максимальных рационов. Однако у одного и того же потребителя при разной пище пороговые концентрации и уровень максимальных рационов различны. При потреблении предпочитаемых более крупных пищевых объектов, высокие или максимальные рационы и удовлетворение пищевых потребностей достигаются при более низких ($1,5 - 3 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$) концентрациях пищи, чем при потреблении мелких или избегаемых форм ($12 - 14 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$) (Петипа, 1981). Такой же характер изменений при разной пище наблюдается в процессе усвояемости, которая с увеличением рационов и концентрации пищи снижается. При потреблении крупных объектов усвояемость падает резко и выходит на плато в узком диапазоне более низких концентраций ($50 - 300 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$), при поедании мелких форм усвояемость снижается постепенно до более высоких концентраций (от $0,2$ до $10 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$) (Петипа, 1981).

Аналогичные различия в уровне максимальных рационов могут проявляться не только при разной пище, но и в отличающихся условиях обитания - по температуре, солёности и т. п. Так, у эвритермной *Acartia clausi* при одной и той же пище (*Prorocentrum micans*), но при оптимальной для вида температуре $17 - 18,5^\circ\text{C}$ (см. рис. 2, кривая 1), уровень максимального рациона вдвое выше (126 %), чем при угнетающей развитие температуре $22 - 25^\circ\text{C}$ (58%, кривая 2). Знание уровня максимальных рационов при разной пище и соответствующей концентрации её в море, как и при прочих условиях, необходимо для оценки реальных кормовых ресурсов и возможных скоростей функциональных процессов при расчете баланса вещества. Полезно также знание коэффициентов пропорциональности в зависимостях между реальными и максимальными рационами и концентрацией пищи.

5. Одновременное увеличение концентрации пищи и степени неравномерности (агрегатности) её распределения вызывает однозначное действие - интенсифицирует и убыстряет ряд процессов жизнедеятельности, однако роль предельных значений концентрации пищи сохраняется.

6. Распределение пищевых объектов в море тесно связано с распределением их потребителей, что обуславливает характер взаимодействия между популяциями этих групп. Как и пищевые объекты, потребители обычно распределены неравномерно, в виде скоплений разного масштаба и плотности.

В природных условиях существуют механизмы, наилучшим образом обеспечивающие наиболее благоприятное состояние взаимодействующих популяций. Один из таких механизмов обуславливается наличием суточных вертикальных миграций у потребителей фитопланктона - копепод, эвфаузиид и других групп.

Образование высокой концентрации фитопланктона в дневное время в верхних слоях определяется неравномерностью распределения и питания в течение суток основных его потребителей из зоопланктона. С другой стороны, за счет интенсивного питания только в течение нескольких ночных часов скопления мигрирующих потребителей в этих слоях получают возможность, благодаря большой наличной массе пищи в пятнах, обеспечить высокие рационы, низкие потери энергии при дыхании, быстрый рост и наибольшее количество яиц.

7. Увеличение плотности или степени агрегатности потребителя (хищника) не может происходить беспредельно. Существуют оптимальные плотности (или концентрации) потребителя в скоплениях, при которых все процессы жизнедеятельности в наибольшей степени удовлетворяют потребностям организмов. У разных видов оптимальные плотности могут быть различными.

Влияние плотности потребителя на функциональные процессы у него существенно зависит от концентрации пищи. При избытке пищи регулирующим фактором поддержания плотности потребителя на оптимальном для популяции уровне являются смертность и часто удлинение продолжительности развития особей. При недостатке пищи или уменьшающемся ее количестве растущая плотность популяции меняет структуру популяции и соотношение функциональных процессов у особей - уменьшение рационов, сроков развития, размеров и др.

8. Возникновение предельных, в том числе оптимальных, величин плотности при изучении ее влияния на функциональные процессы у потребителей может отражать естественное состояние популяции или группы особей, но может быть следствием искусственного содержания животных при недостаточных знаниях экологических особенностей и потребностей тех или иных видов, как это было видно из приведенных выше данных. Для получения реальных результатов при постановке задач по воздействию на функциональные процессы у потребителей плотности самих потребителей и их пищи необходимо все экспериментальные работы сопровождать предварительным изучением или анализом этологических и экологических особенностей видов. Здесь важно отметить возникающую необходимость более тщательного учета условий содержания животных при работе с хищниками.

Таким образом, степень плотности и агрегатности пищевых объектов и их потребителей по всем пищевым цепям существенно изменяет характер и скорости функциональных процессов у организмов, входящих в разные трофические уровни. Скорости этих процессов резко отличаются от тех, которые наблюдаются при равномерном среднем распределении планктонных видов.

1.4. ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ИНДИЙСКОМ ОКЕАНЕ

1.4.1. Характер распределения планктона и взвеси в связи со структурными особенностями и переслоенностью водной толщи

Основные результаты изучения гидрологической структуры в 23-м рейсе нис "Профессор Водяницкий". Как указано выше, одной из задач исследований в Индийском океане было выяснить характер зависимостей распределения планктона от структуры водной толщи и границ раздела между водными массами. Часто отдельные слои соответствуют определенным водным массам, а границами между ними являются скачки - градиенты температуры, солёности или плотности воды. Выбранная нами тропическая приэкваториальная область Индийского океана южнее экватора между 4 и 7° ю. ш. (64 – 68° в. д.) и севернее экватора от 3 до 7° с. ш. (87 – 90° в. д.) характеризуется сложной, многослойной структурой, удобной для выяснения подобных зависимостей.

1 полигон. Выделенные Ю.В. Артамоновым (см. гл. 2) водные массы верхнего 150-метрового слоя по своим границам относительно хорошо совпадают с глубинами вертикальных максимумов градиентов плотности. Однако еще лучшее соответствие мы на-

блюдали между границами водных масс и глубинами залегания вертикальных максимумов (первого и второго) градиентов температуры. Это подтверждается тем фактом, что температура воды в приэкваториальной центральной области Индийского океана - наиболее стабильная характеристика, так как, по мнению В. А. Плотнокова, здесь нет очагов сильного охлаждения, а прогрев воды одинаков. Максимальный градиент температуры (обычно это комплекс возрастающих градиентов) лежит немного ниже верхней границы термоклина, а глубина второго по величинам комплекса градиентов температуры близка к положению (или несколько выше) нижней границы термоклина. Здесь также часто находятся несколько сближенных градиентов, обычно убывающих по величине. Иногда первый и второй по величинам комплексы градиентов меняются местами (рис. 11, А, а - ж; Б, а - в). Максимальный градиент температуры дает начало максимальному градиенту плотности. В большинстве случаев оба градиента лежат вблизи верхней границы термоклина и отделяют квазиоднородный поверхностный слой от подповерхностного слоя термоклина. Глубина залегания этих градиентов повторяет динамическую топографию на поверхности воды и 50 - метровой глубине и в дивергентных зонах находится на глубине 30 - 40 м, в конвергентных - на глубине 50 - 60 м. Второй по величине градиент плотности часто лежит несколько выше второго градиента температуры, замыкающего обычно слой термоклина. Каждому из двух слоев, поверхностному и подповерхностному, соответствует своя основная водная масса. Границы слоев и водных масс расположены по глубинам залегания первого или второго градиентов температуры и плотности. Наиболее резкие границы образуются при совпадении максимальных градиентов температуры и плотности. Иногда к ним добавляется градиент солёности со своим градиентом плотности.

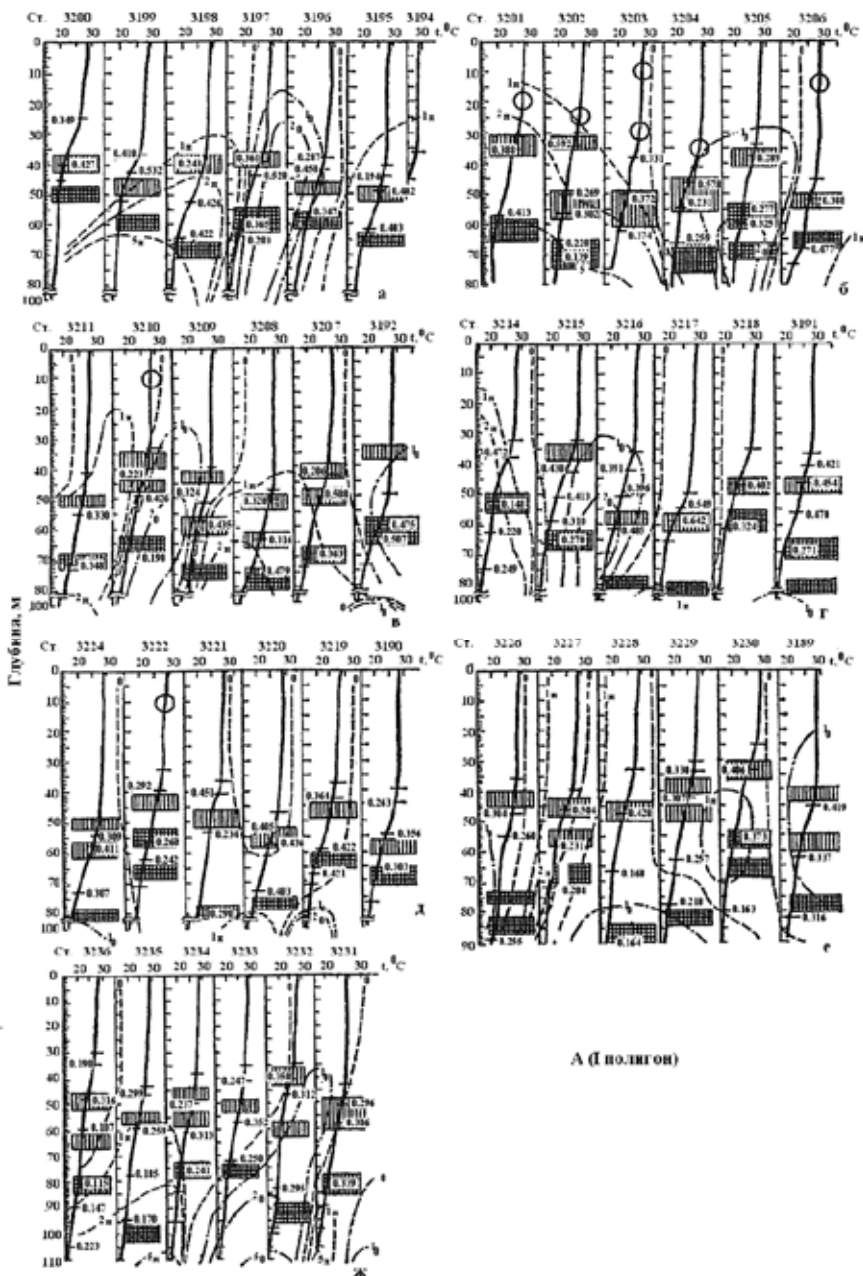
Какие же водные массы находятся в отмеченных слоях?

В поверхностном относительно однородном слое на I полигоне в его северной половине распространяется поверхностная Экваториальная высокосолёная (35,2 - 35,8‰) водная масса (температура 28 °С), которая является индикатором Экваториального Противотечения с более холодной водой. Экваториальное Противотечение прослеживается до глубины 1000 м. В северную половину I полигона может проникать распресненная масса вод Бенгальского залива. В северо-восточном углу в поверхностном слое до глубины 50 м обнаружена ветвь Южного Пассатного Течения с более теплыми (29 - 30 °С) и распресненными (менее 34,6 ‰) Индонезийскими водами.

В южной половине I полигона поверхностный слой занят в основном теплыми индонезийскими водами, приносимыми Южным Пассатным Течением.

На границах меандров более холодного Экваториального Противотечения с теплыми водами Южного Пассатного Течения образуются температурные фронты и плотностные разделы.

В подповерхностном слое сезонного термоклина на I полигоне в северной половине распространяется Экваториальным Противотечением высокосолёная Аравийская водная масса (D) с солёностью 35,2 - 36,5 ‰. Ее верхняя граница хорошо совпадает с глубиной залегания максимальных вертикальных градиентов температуры и плотности (рис. 11, А. Б). Нижняя граница этой водной массы проходит в основном по второму градиенту температуры. Второй по величине градиент плотности лежит на границе ядра Аравийской водной массы (D) - между 50 - 60 м в дивергентных зонах и 70 - 90 м, иногда до 115 м, в антициклонах и локальных конвергенциях. Здесь, как и в поверхностном слое, в циклональных и антициклональных круговоротах меандров Экваториального Противотечения размером 110 - 220 км наблюдаются, соответственно, подъём холодных и опускание теплых вод. Это хорошо видно по распределению температуры и солёности от поверхности до глубины 50 - 100 м, иногда до 150 м (рис. 11, А. Б; см. гл. 2, 3). Глубже Аравийской водной массы (D) в подповерхностном слое и верхней части промежуточного слоя на глубине 100 - 200 м распространяется также высокосолёная (35,0 - 36,5 ‰) Аравийская водная масса (C). Еще глубже, от 100 - 150 до 1000 - 2000 м, промежуточный слой состоял из трех высокосолёных водных масс - Аравийской (C),



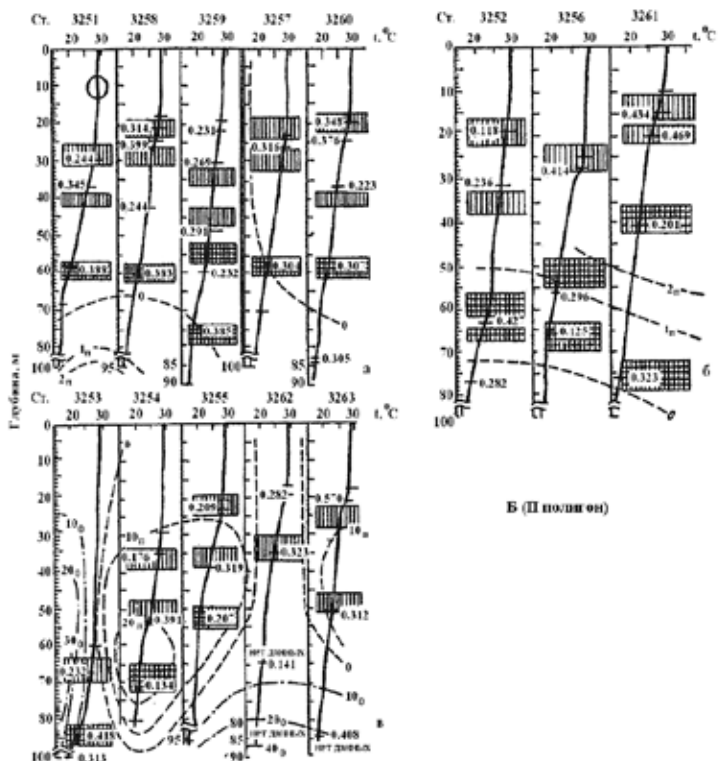


Рис. 11. Вертикальное распределение температуры, её основных градиентов и пятен максимальной продукции на станциях по широтным разрезам I и II полигонов:

А_{а-ж} - I полигон; Б_{а-в} - II полигон. Горизонтальные черточки на кривых температуры обозначают глубину положения максимумов градиентов температуры, цифры около них - величины градиентов в $^{\circ}\text{C м}^{-1}$, самые верхние и нижние черточки (часто без приведения величин градиентов) - положение основной зоны термоклина. Штриховые кривые с обозначениями 1_{σ} , 2_{σ} , 5_{σ} - схематическое положение изопиний с вертикальной скоростью подъема вод с 0 до $(1-5) \cdot 10^{-4} \text{ см с}^{-1}$; нулевая штриховая кривая обозначает также границу между поднимающимися и опускающимися водами; штрих пунктирные кривые с обозначениями 1_0 , 2_0 , 5_0 - изопинии с вертикальной скоростью вод от $1 \cdot 10^{-4}$ до $5 \cdot 10^{-4} \text{ см с}^{-1}$ (положение и величины кривых скоростей нанесены по данным Ю.В. Артамонова, см. гл. 3). Области, заштрихованные вертикальными полосами, характеризуют положение наибольших скоплений первичной продукции на верхней границе Аравийской водной массы (D) над или под первым максимальным градиентом температуры (часто и плотности); области, заштрихованные в клетку, обозначают положение наибольших скоплений первичной продукции у второго максимума градиента температуры (и плотности) на нижней границе Аравийской водной массы (D); области, выделенные кружком, характеризуют наличие достаточно больших скоплений первичной продукции в верхнем квазиоднородном слое

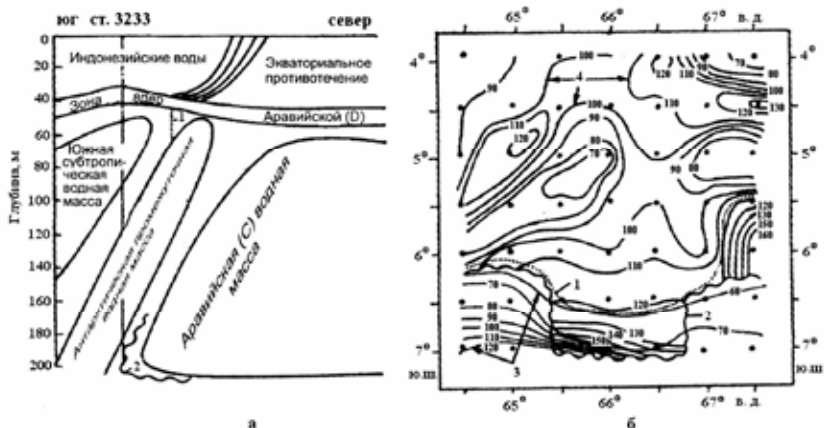


Рис. 12. Распределение водных масс на I полигоне:

а – схема вертикального и горизонтального распределения водных масс в районе ст. 3233: 1 – северная граница Южной Субтропической водной массы; 2 – южная граница Аравийской водной массы (С); б – глубина залегания водных масс по акватории полигона: 1 - северная граница Южной Субтропической водной массы; 2 – южная граница Аравийской водной массы (С); 3 - верхняя граница Южной Субтропической водной массы; 4 – верхняя граница Аравийской водной массы (С) (а и б – по Ю.В. Артамонову)

Персидской (В) и Красноморской (А) - и двух распределенных - промежуточной водной массы Бенгальского залива и промежуточной Антарктической.

В южной половине I полигона в подповерхностном слое распространяется Южная Субтропическая водная масса с температурой 18 – 24°C и подповерхностным максимумом солёности 35,2 – 35,8 ‰. В подповерхностный слой на некоторых южных станциях вклинивалась из промежуточного слоя Антарктическая водная масса со своим минимумом солёности (рис. 12).

Различия в водных массах северной и южной половины I полигона связаны с разделением его Южной Субэкваториальной Дивергенцией. Ось дивергенции проходила между 5°30' и 6°30' ю. ш., а вся циклоническая ложбина занимала акваторию от 5°30' до 7° ю. ш. Этой дивергенцией Индийский океан разделяется на северную и южную структурные зоны с описанными выше водными массами.

В зоне дивергенции, по Ю. В. Артамонову, поверхностный квазиоднородный слой, состоящий из распределенных теплых индонезийских вод, имел меньшую толщину (10 – 30 м). Экваториальная водная масса на оси дивергенции часто отсутствовала. Подповерхностный слой был также более тонким, в нем сохранялись лишь отдельные ядра Аравийской водной массы (D). Глубже преобладала промежуточная Антарктическая водная масса, но встречалась и Аравийская водная масса. Подъем промежуточной Антарктической водной массы в подповерхностный слой вдоль оси дивергенции является одним из факторов, препятствующих смеси вод северной и южной структурных зон и распространению на юг вод северной зоны.

В районе контакта Экваториального Противотечения, несущего высокосолёную Экваториальную водную массу, и Южного Пассатного Течения, включающего распределённые индонезийские воды, образуется высокоградиентный солёностно-плотностный фронт, который является признаком оси дивергенции. На южной границе зоны дивергенции вторым блокирующим фактором является нисходящий поток поверхностных и подповерхностных вод в промежуточный слой океана.

Таким образом, Южная Субэкваториальная Дивергенция является действительной границей между северной и южной структурными зонами Индийского океана. Механизмом образования раздела между зонами служит комбинация интенсивных вертикальных восходящих потоков на оси дивергенции с нисходящими потоками на её южной границе (см. гл. 2). Эти разные структурные зоны определяют существование на I полигоне двух самостоятельных экосистем - северной и южной.

II полигон. Северо-Восточное Муссонное Течение, образующееся на восточной периферии круглогодичного крупномасштабного Бенгальского Антициклонического Круговорота, с южной его стороны взаимодействует с Экваториальным Противотечением. Здесь создаются Северная Субэкваториальная (ее называют также Северной Экваториальной) Дивергенция с системой мезомасштабных циклонических круговоротов и термогалинный фронт (см. гл. 2).

Образование фронта происходит на стыке разнокачественных вод различного происхождения. Северо-Восточное Муссонное Течение (стержень - между 5 и 6° с. ш.) в поверхностном слое переносит на запад распределённые воды (32,0 - 34,4 %) Бенгальского залива, а в подповерхностном и промежуточном слоях до 300 м - менее распределённые, относительно высокосолёные (до 34,9 %) воды северной структурной зоны Индийского океана. Последние пополняются опускающимися в Бенгальском Антициклоне распределёнными поверхностными водами, в результате чего создаются резкая переслоенность и инверсия по температуре и солёности водной толщи и постепенное опреснение промежуточных вод. Экваториальное Противотечение (между 3 и 4° с. ш.) несёт в юго-восточном направлении высокосолёные водные массы - Экваториальную (максимум солёности Е), Аравийскую (С) и Персидскую (В). Они вовлекаются на оси дивергенции в восходящий поток и, растекаясь, смешиваются с опреснённой промежуточной водной массой Бенгальского залива, ещё более усиливая переслоенность, или многоступенчатость вод. Распределение термогалинных характеристик в вертикальной толще, по мнению Ю. В. Артамонова, подтверждает картину основных циркуляций, определённую по динамической топографии (ввиду близости к экватору последняя может иметь неточности), и вносит дополнительные особенности.

Таким образом, стык распределённых вод Бенгальского залива, вынесенных Северо - Восточным Муссонным Течением, и высокосолёных вод, приносимых Экваториальным Противотечением, на оси дивергенции в циклонической ложбине между 3°30' и 4° с. ш. определяет наличие термогалинного фронта. Восходящий поток высокосолёных вод в 300 - метровом слое служит разделяющей границей между северной и южной структурными зонами (см. гл. 2).

В зоне взаимодействия Северо-Восточного Муссонного Течения и Экваториального Противотечения образуется мезомасштабный циклонический круговорот с центром на 4°30' с. ш. и 90° в. д. и размером 220 x 220 км.

Выбранный для исследований II полигон занимал акваторию, расположенную в основном севернее оси дивергенции, между 3°30' и 6°30' с. ш. и 87°30' и 90° в. д. Большую её часть занимал отмеченный выше циклонический круговорот. На крайней северо-восточной и северо-западной периферии II полигона в подповерхностном и промежуточном слоях наблюдались меандры Бенгальского Антициклонического Круговорота, воды которого циклоническими потоками приносились к центру II полигона. На восточной границе полигона Экваториальное Противотечение потоком циклонического круговорота относилось к северу до 5°30' с. ш. Здесь, по расчетам Ю.В. Артамонова, проходила ещё одна короткая циклоническая ложбина.

Толщина квазигодородного поверхностного слоя по акватории полигона изменя-

лась от 10 - 20 м в циклоническом круговороте до 50 - 60 м в антициклонических меандрах. Здесь проходит верхняя граница термоклина. Нижняя граница термоклина находилась на глубинах 85 - 90 м в циклонической циркуляции или на 130 - 135 м в антициклонических потоках. Максимальные градиенты плотности и температуры находились примерно на одних и тех же глубинах от 20 - 30 до 60 - 80 м вблизи верхней границы термоклина (см. рис. 11, Б), но вторые по величине градиенты плотности и температуры были отделены друг от друга на 10 - 30 м и располагались, соответственно, на глубинах 30 - 90 и 50 - 100 м выше нижней границы термоклина. Существенные по величине градиенты обнаружены также у нижней границы термоклина (см. рис. 11, Б).

Оценивая местоположение оси дивергенции на II полигоне, можно видеть, что только в юго-восточном его углу она занимает небольшую часть акватории полигона. Основная площадь II полигона занята главным образом опреснёнными водами Бенгальского залива, лишь в небольшой степени смешивающимися с водами, приносимыми Экваториальным Противотечением. Это позволило на II полигоне выделить только одну экосистему.

Расчеты скоростей вертикальных движений вод на обоих полигонах, выполненные Ю. В. Артамоновым (см. гл. 3), показали, что наибольшие скорости - до $(2 - 5) \cdot 10^{-4}$ см·с⁻¹ на I полигоне или до $(10 - 40) \cdot 10^{-4}$ на II полигоне - находились в основных струях круговоротов, иногда достаточно удалённых от их центров, у слоев раздела по градиентам. Например, в циклонических циркуляциях (рис. 11, А, б; Б, в, Ц₁ - I полигон, ст. 3202-3204; Ц₂, - II полигон, ст. 3254, 3255 или 3262, 3263) наибольшие скорости подъема находились на расстоянии 30 - 80 миль от их центров. На крайних перифериях циклонических циркуляций направление вертикальных движений (подъем) изменяется на обратное, т. е. здесь уже происходит опускание. В антициклонических круговоротах наблюдается обратная картина. В центрах круговоротов и на их крайних перифериях, в месте смены направления вертикальных движений, скорости этих движений минимальны или равны нулю. В вертикальной плоскости, таким образом, по мнению В. А. Плотникова, оси вертикальных дивергенций в циклонических круговоротах и конвергенции в антициклонических характеризуются минимальными скоростями.

С началом подъема вод из более глубоких слоёв циклонического круговорота (по В. А. Плотникову) выносятся в подповерхностные и поверхностные слои биогенные элементы, а на крайней периферии опускающиеся воды насыщают подповерхностные и промежуточные слои кислородом. Это приводит к созданию благоприятных условий для развития жизни в зоне контакта вод на крайних перифериях циклонических циркуляций. Мы полагаем, что, вообще, зона стыка поднимающихся и опускающихся вод в разных циркуляциях всегда сопровождается обогащением планктона не только вследствие совмещения богатых биогенными элементами и кислородом потоков, но и механическим переносом. Это было доказано в нашей первой экспедиции в Индийский океан в 1983 г. и в более ранних работах по Черному морю. На стыках поднимающихся и опускающихся вод на границах слоёв максимальной устойчивости, обусловленной градиентами плотности, в циклонических и антициклонических круговоротах обнаружены самые обильные скопления планктона (Петипа, 1986 а, стр. 10 - 11, рис. 2, 5, 6, районы III₁ - III₄).

Итак, гидрологическая структура вод на I и II полигонах, как это четко видно по описанию, оказывается сложной и многослойной и по вертикали, и в горизонтальном направлении. Структурная сложность водных масс обусловлена гидрологическими явлениями в зонах дивергенций. Оси дивергенций разделяли полигоны на самостоятельные экосистемы, которые и были выбраны для исследований.

Для поставленных задач сбор материалов по всем компонентам северной и южной экосистем на I полигоне и экосистемы на II полигоне производили для каждой из водных масс до глубин 100 - 150, иногда 200 м. На I полигоне на севере исследованы поверхностная Экваториальная и подповерхностная Аравийская (D) водные массы, а на юге - поверхностная Индонезийская и подповерхностная Южная Субтропическая. На II полигоне изучали сильно опреснённую поверхностную водную массу Бенгальского за-

лива и более соленую подповерхностную водную массу Бенгальского Антициклонического Круговорота. Кроме того, получение материалов почти по всем компонентам исследованных экосистем осуществлено на границах раздела водных масс. ...

Методика сбора и обработки материалов по каждому компоненту описана авторами в соответствующих главах настоящей монографии. На основе исходных данных авторов нами дополнительно рассмотрены все материалы и проведено их обобщение.

Особенности распределения кислорода и фосфатов в зависимости от структуры и динамики вод. В большинстве случаев оба элемента отличаются противоположным характером распределения, который представляет собой классическую картину. Поднимающиеся глубинные воды несут небольшое количество кислорода в верхние слои, но много фосфатов; опускающиеся поверхностные воды, наоборот, приносят в глубокие слои кислород, но содержат мало фосфатов. Это хорошо видно по картам распределения данных элементов. В то же время переслоенность водных масс может вызвать инверсию в вертикальном распределении кислорода и фосфатов. В исследованных водных массах I полигона - Экваториальной и Индонезийской, расположенных в квази-однородном слое, Аравийской (D) и Южной Субтропической - в слое термоклина, а также на поверхности и на границах раздела водных масс по основным градиентам наименьшее количество кислорода и наибольшее количество фосфатов наблюдаются в зонах подъема вод. Как правило, эти зоны находятся в циклонических циркуляциях и на осях дивергенции (рис. 11, А, соответствующие станции и зоны), на перифериях антициклонических круговоротов (ст. 3193, 3207 - 3210 на рис. 11, А). Максимальное количество кислорода и наименьшее фосфатов в водной толще было обнаружено в зонах опускания вод, например, на крайних перифериях циклонов, на южной границе зоны дивергенции (между ст. 3223 и 3222, 3220), в основных струях антициклонов (между ст. 3208 и 3209) и др.

Аналогичная картина, в целом, наблюдается на II полигоне (рис. 11, Б). Однако на ряде станций II полигона, например, на разрезе 3254 - 3258 (по Ю. В. Артамонову, гл. 2), наблюдается такая переслоенность водной толщи, что бывает невозможно разделить поверхностный квазиоднородный слой и сезонный термоклин. Здесь наблюдается "чередование квазиоднородных прослоек и локальных термо-, гало- и пикноклинов между ними", что приводит к инверсиям в распределении гидрологических и химических показателей. Так, в юго-западном направлении от центра циклона в районе 4°00' с. ш. и 89°00' в. д. наблюдались слои более холодной воды, обогащенные кислородом и обедненные фосфатами, хотя в циклонических циркуляциях должна быть обратная картина.

Распределение углерода и азота взвешенного органического вещества в зависимости от динамической структуры вод. На I полигоне в северной и южной экосистемах наибольшее количество взвешенного органического вещества находилось в конвергентных зонах (ст. 3208), на северной и южной границах зоны дивергенции в опускающихся водах (ст. 3216, 3222), в основных струях антициклонов (ст. 3188, 3211, 3208) и на крайних перифериях циклонических циркуляций (между ст. 3223 и 3222, рис. 11, А).

Наибольшие количества органического взвешенного углерода ($50 - 117 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и азота (от $7 - 9$ до $11 - 15 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) обнаружены в южной экосистеме на верхней и нижней границах Южной Субтропической водной массы, т. е. вблизи максимального и второго по величине значений градиентов температуры и плотности (рис. 12, 11, Б). Максимум $C_{\text{взв}}$ на верхней границе находился на ст. 3222, 3220, 3229 - в опускающихся водах от оси дивергенции к ее южной границе. На нижней границе водной массы от 60 м и глубже, где скорость опускания вод увеличивается от $0,5$ до $(2 - 5) \times 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, максимум $C_{\text{взв}}$ обнаружен на ст. 3188, 3189, 3227, 3228, 3229, 3231 - 3233, которые также расположены вблизи южной периферии зоны дивергенции.

Взвешенный органический азот ($N_{\text{взв}}$) в максимальном количестве ($> 15 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) обнаружен на той же станции, на нижней границе Южной Субтропической водной массы, что и $C_{\text{взв}}$ (ст. 3188), и более $11 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ найдено на северной границе зоны дивергенции, на ст. 3216, расположенной на крайней периферии циклонической циркуляции Ц₂.

В северной экосистеме наибольшее (до $60 - 70 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) количество $C_{\text{взв.}}$ находилось между ст. 3209 - 3208, на стыке быстро движущихся в вертикальном направлении (до $2,4 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$) опускающихся и поднимающихся потоков на нижней границе Аравийской (D) водной массы. Такое же пятно $C_{\text{взв.}}$ обнаружено на этой границе в основной струе антициклона A_3 (ст. 3196, вертикальная скорость опускания достигает $2 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ и более). Самое большое пятно $N_{\text{взв.}}$ в северной экосистеме найдено также в основной струе антициклонической циркуляции на ст. 3211, но уже на верхней границе Аравийской (D) водной массы.

Минимальные количества органической взвеси ($C_{\text{взв.}}$ и $N_{\text{взв.}}$) в обеих экосистемах I полигона были расположены, как правило, в зонах подъёма вод - в основных струях циклонических циркуляций, по оси дивергенций, на перифериях антициклонов, на стыке разных вод, где обнаружен их подъём, на акватории между северной границей Южной Субэкваториальной Дивергенции и конвергентной зоны, где преобладают мощные восходящие потоки водных масс северной экосистемы I полигона. ...

На II полигоне максимальные количества взвешенного органического углерода ($70 - 90 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и азота ($11 - 13 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) были обнаружены в периферийных областях циклонических циркуляций, в районах их стыка с антициклоническими потоками и несколько южнее оси дивергенции. Такой характер распределения наблюдается как в поверхностной распреснённой водной массе Бенгальского залива, так и на границах раздела поверхностной и более солёных подповерхностной и промежуточной водных масс. В центре циклона C_1 на ст. 3261 заметно уменьшение массы $C_{\text{взв.}}$ и $N_{\text{взв.}}$. Таким образом, характер распределения взвешенной органики на обоих полигонах примерно один и тот же.

Поскольку в собранной взвеси не различались мертвая и живая ее части, т. е. взвешенная органика включала, очевидно, самый мелкий фитопланктон и мелких зоофлагеллят, более подробного анализа её распределения мы делать не будем.

Далее рассмотрим характер распределения хлорофилла "а" и феофитина в автотрофном звене параллельно с первичной продукцией.

Автотрофное звено. В распределении компонентов звена имеется много общих черт. Здесь, после краткого описания распределения максимальных пятен первичной продукции и других компонентов на поверхности, будет рассмотрено распределение лишь на границах раздела вод, т. е. на первом и втором вертикальных максимумах значений градиентов температуры - плотности.

На поверхности как границе раздела с воздушной средой максимальные скопления хлорофилла "а", биомассы фитопланктона и первичной продукции в основном обнаружены в северной экосистеме I полигона, которая оказалась значительно богаче южной. Пятна первичной продукции и других компонентов распространялись вплоть до северной границы зоны дивергенции, где между северной и южной экосистемами все компоненты автотрофного звена встречены в минимальном количестве. Только хлорофилла "а" достаточно много на северной границе зоны дивергенции (ст. 3213), вблизи оси дивергенции и на южной границе этой зоны - на стыке опускающихся и поднимающихся вод (ст. 3224, 3222, 3221, 3219; см. рис. 11, А, з, д). Биомасса фитопланктона велика в пятнах, расположенных на севере I полигона в основной струе циклонического круговорота C_1 (ст. 3203), а на юге - в опускающихся водах антициклона A_6 (между ст. 3232 - 3231; см. рис. 11, А, ж). Как видно, нет строгих различий в приуроченности максимальной биомассы фитопланктона к определённым зонам вертикальных движений.

Биомасса фитопланктона велика в пятнах, расположенных на севере I полигона в основной струе циклонического круговорота C_1 (ст. 3203), а на юге - в опускающихся водах антициклона A_6 (между ст. 3232 - 3231; см. рис. 11, А, ж). Как видно, нет строгих различий в приуроченности максимальной биомассы фитопланктона к определённым зонам вертикальных движений.

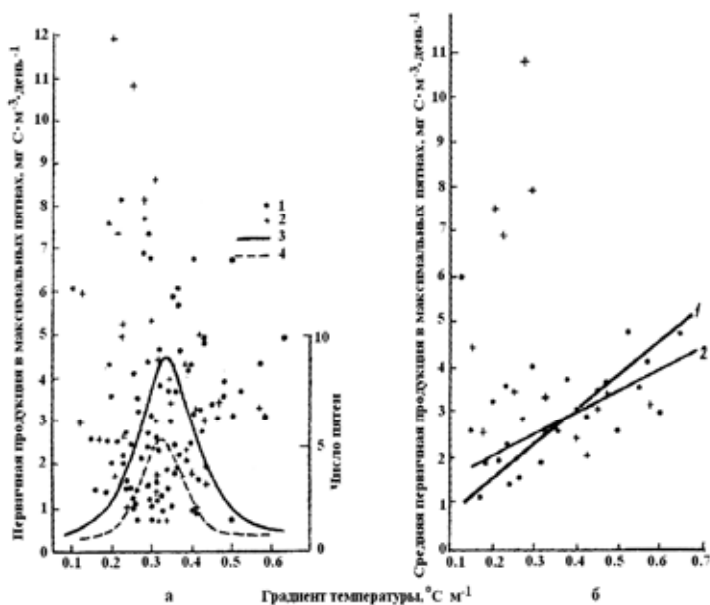
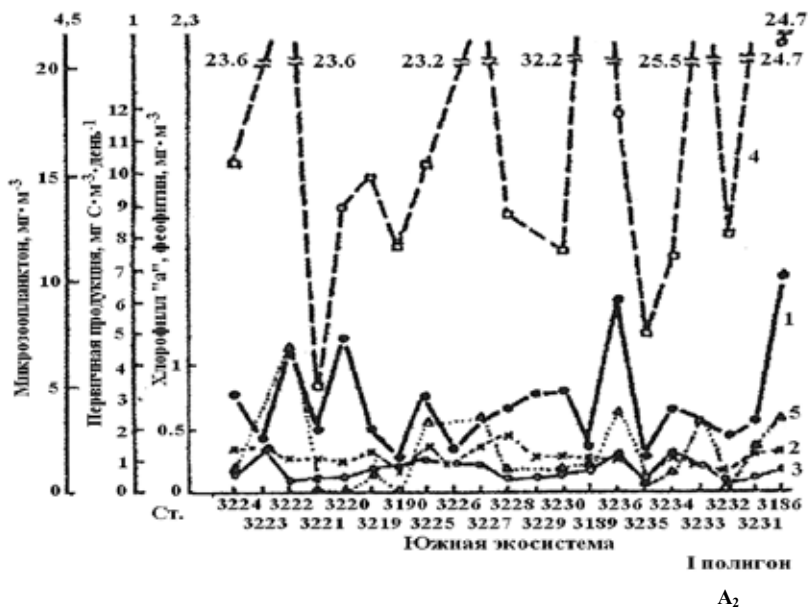
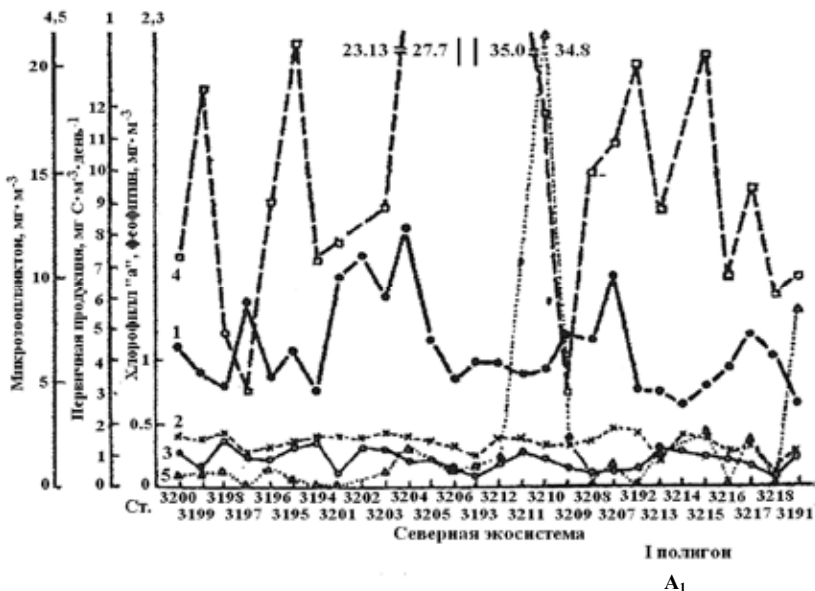


Рис. 13. Величины первичной продукции в пятнах-скоплениях:

а – распределение величин первичной продукции в максимальных по обилию пятен-скоплениях на I (1) и II (2) полигонах и числа этих скоплений на I (3) и II (4) полигонах в зависимости от значения максимумов градиентов температуры, расположенных на границах раздела вод; б – зависимость средних величин первичной продукции в максимальных пятнах (P_{p1} ; P_{p2}) от максимальных градиентов температуры (G_1 ; $G_{1,2}$). $1 - P_{p1} = 7,80 G_1$ (I полигон); $2 - P_{p1,2} = 4,96 G_{1,2} + 1,08$ (I – II полигоны)

Первичная продукция на поверхности в северной экосистеме в наибольшей массе создается на стыке основных струй циклонического - Ц₁ (ст. 3203) и антициклонического (ст. 3211) круговоротов или Ц₁ и А₃ (ст. 3197 - 3196), т. е. на границе между поднимающимися и опускающимися водами, на перифериях двух смежных антициклонов – А₁ и А₃ (ст. 3208 - 3207) или А₁ и А₃ (ст. 3205 - 3206) - при преобладании поднимающихся вод.

На II полигоне обильные пятна хлорофилла "а" и первичной продукции были расположены в зонах подъема вод, в частности при небольшой (до $0,2 \cdot 10^{-4}$ см·с⁻¹) скорости подъема в основных струях циклонического круговорота Ц₁ (между ст. 3260 - 3261) и в периферийной струе Ц₁ с такими же скоростями вертикальных движений - подъема от $0,1$ до $0,2 \cdot 10^{-4}$ см·с⁻¹ (ст. 3255). Пятно высокой биомассы фитопланктона обнаружено в бедной по хлорофиллу и первичной продукции зоне (ст. 3254). Очевидно, это расхождение обусловлено методикой подсчета всех клеток фитопланктона - мертвых и живых (рис. 11, Б, а, в).



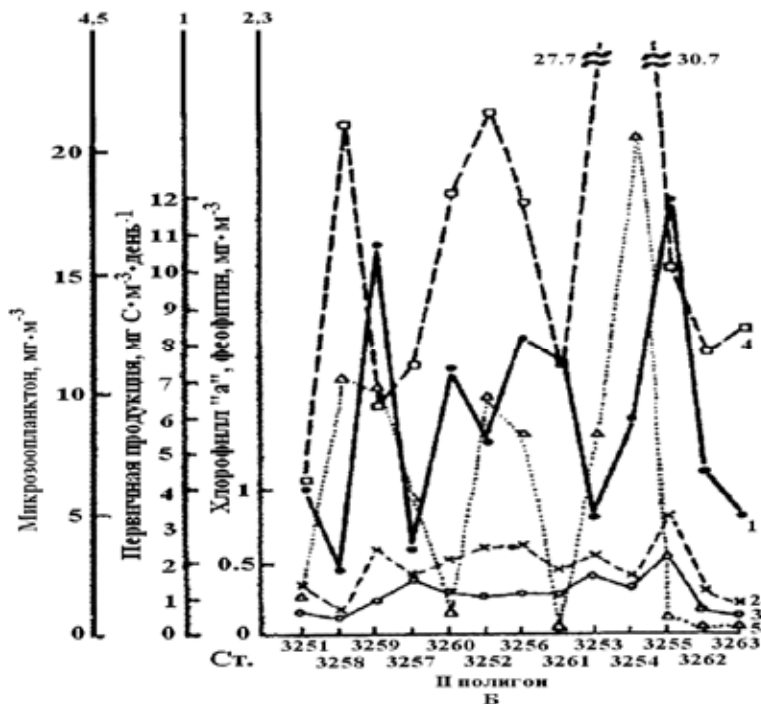


Рис. 14. Соотношение распределения максимальных величин первичной продукции (1), хлорофилла "а" (2), феофитина "а" (3) и биомассы мелких копепоид (4) и простейших (5) в пятнах первичной продукции на границах раздела вод по широтным разрезам I (А₁, А₂) и II (В) полигонов

На II полигоне обильные пятна хлорофилла "а" и первичной продукции были расположены в зонах подъема вод, в частности при небольшой (до $0,2 \cdot 10^{-4}$ см·с⁻¹) скорости подъёма в основных струях циклонического круговорота Ц₁ (между ст. 3260 - 3257 или 3260 - 3261) и в периферийной струе Ц₁ с такими же скоростями вертикальных движений - подъёма от 0,1 до $0,2 \cdot 10^{-4}$ см·с⁻¹ (ст. 3255). Пятно высокой биомассы фитопланктона обнаружено в бедной по хлорофиллу и первичной продукции зоне (ст. 3254). Очевидно, это расхождение обусловлено методикой подсчета всех клеток фитопланктона - мертвых и живых (рис. 11, Б, а, в).

Рассмотрим распределение первичной продукции и других автотрофов на границах раздела водных масс по максимальным значениям градиентов температуры - плотности. Основной материал по автотрофному звену показан на рис. 11, 13, 14. На рис. 11 представлены по станциям вертикальное распределение температуры, глубина и максимальных значений её градиентов и максимальные пятна первичной продукции. Кроме того, показаны скорости и направление вертикальных движений вод. На рис. 14 дано распределение первичной продукции, хлорофилла "а" и феофитина "а" в максимальных пятнах первичной продукции по широтным разрезам.

На границах раздела Экваториальной и Аравийской (D) водных масс на севере I по-

лигона и Индонезийской и Южной Субтропической на юге, т. е. на верхнем максимуме градиентов температуры и плотности, сохраняется та же тенденция в распределении автотрофного звена, что и на поверхности. Основная масса первичной продукции, хлорофилла "а", численности (отчасти биомассы) фитопланктона обнаружена к северу от зоны дивергенции I полигона. Однако, хлорофилла "а" на глубине максимального значения градиента, как и на поверхности, было много в южной экосистеме на оси дивергенции и на южной границе зоны дивергенции, сближенной с осью. Здесь же находилось самое богатое пятно биомассы фитопланктона - до $58,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (ст. 3230).

На нижней границе Аравийской (D) и Южной Субтропической водных масс отмеченная тенденция несколько сглаживается вследствие появления новых богатых пятен в южной экосистеме. Тем не менее, более высокие значения массы автотрофов наблюдались в северной экосистеме.

Максимальные скопления первичной продукции находились в зонах подъема вод - в основных струях циклонических круговоротов, часто на границе с опускающимися водами, или на перифериях смежных антициклонов (рис. 11, А, б, ст. 3202-3204, 3206). Здесь скорости подъема достигали $(-5) \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$.

При больших вертикальных скоростях в зонах подъема вод - более $(2-5) \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, наблюдавшихся в центральных струях циклонов и по оси дивергенций, часто были обнаружены низкие величины первичной продукции - $0,4-1,4 \text{ мг} \text{ С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$. При этом, в зависимости от соотношений скоростей вертикальных движений при стыке поднимающихся и опускающихся вод, градиенты температуры и первичная продукция могут быть как малыми, так и большими. Например, на ст. 3214 в центре циклона Ц₂ при скорости подъема $2 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ и большом градиенте ($0,472 \text{ }^{\circ}\text{С} \cdot \text{м}^{-1}$) первичная продукция низкая - $0,44 \text{ мг} \text{ С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$, а при малом градиенте ($0,148 \text{ }^{\circ}\text{С} \cdot \text{м}^{-1}$) первичная продукция в 6 раз выше - $2,56 \text{ мг} \text{ С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$ (рис. 11, А, г). Вблизи оси дивергенции, но на периферии Ц₅, в зоне опускания вод на ст. 3228, на глубине 88 м наблюдались низкие градиенты температуры ($0,164^{\circ} \text{С} \cdot \text{м}^{-1}$) и низкая первичная продукция - $1,36 \text{ мг} \text{ С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$. Вообще, глубже 70 - 80 м при низких величинах градиентов температуры и плотности наблюдаются низкие значения первичной продукции.

Для оценки соотношений между градиентами и скоплениями первичной продукции следует учитывать также направление потоков. Если скорости вертикальных движений достаточно велики, и потоки движутся в одном направлении, то большие скопления часто не образуются. Лишь при стыке быстро движущихся встречных потоков, например поднимающихся и опускающихся вод, могут возникать и большие градиенты, и обильные скопления. Такая картина наблюдается на ст. 3197 на глубинах 55 - 65 м при стыке поднимающихся и опускающихся потоков со скоростью более $2 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Здесь при градиенте $0,365^{\circ} \text{С} \cdot \text{м}^{-1}$ первичная продукция была равна $5,85 \text{ мг} \text{ С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{дснь}^{-1}$ (см. рис. 11, А, а).

Хорошее перемешивание вод приводит к разрушению градиентов. При градиентах менее $0,15^{\circ} \text{С} \cdot \text{м}^{-1}$ первичная продукция, как правило, низкая - менее $1 \text{ мг} \text{ С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$. Так, в квазигомогенном слое в северной экосистеме I полигона образовалось только 7 скоплений из 53, расположенных на границах раздела вод, в южной - 1 скопление из 46, что составляет соответственно 13 и 2,17 % общего числа скоплений в каждой экосистеме по исследованным станциям.

На II полигоне в распресненных водах Бенгальского Антициклона обильные скопления ($4,32-11,95 \text{ мг} \text{ С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$) первичной продукции образовались на верхней и нижней границах ядра более быстро движущегося со скоростью $0,2 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ вертикального потока в зоне подъема вод (рис. 11, Б, в, ст. 3254, 3255) и в зоне опускания также на границах ядра с более высокой вертикальной скоростью - $0,3 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ (ст. 3253). Здесь первичная продукция достигала $3,24 \text{ мг} \text{ С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$. В обоих случаях наблюдались средние величины градиентов - от $0,134$ до $0,418^{\circ} \text{С} \cdot \text{м}^{-1}$. Если термоклин размыт, как на ст. 3261, то происходит расслоение скоплений: часть их находится на резкой верхней границе водной массы Бенгальского Антициклона, наибольшая часть - до $7,5 \text{ мг} \text{ С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$ - на промежуточной ступени и меньшее скопление - у нижней гра-

ницы этой водной массы.

Разделение скоплений сильно выражено при вертикальных водных потоках разного направления у верхней и нижней границ водных масс, например Аравийской (D) на I полигоне (ст. 3232, 3229, 3226 на рис. 11, А, е, ж). Напротив, в опускающихся водах часто верхние и нижние скопления первичной продукции, хлорофилла и фитопланктона сближены и находятся у нижней границы рассматриваемой водной массы (рис. 11, А, а, ст. 3196, 3218, 3190). Соответственно разделению или сближению скоплений в зависимости от скоростей и направленности водных потоков также отделены друг от друга или сближены градиенты температуры и плотности. При этом их значения могут быть и большими, как на ст. 3196, 3218, 3263, и более низкими, как на ст. 3228 (рис. 11, А, а, г, е; рис. 11, Б, в и др.).

Зависимость максимальных величин первичной продукции в пятнах-скоплениях от максимальных значений градиентов температуры показана на рис. 13. Как видно, максимальная первичная продукция от 1 до 12 мг С·м⁻³·день⁻¹ в пятнах на обоих полигонах создается в основном при градиентах от 0,2 до 0,6° С·м⁻¹. Наиболее высокие величины первичной продукции (от 4 до 12 мг С·м⁻³·день⁻¹) возникали при градиентах 0,2 - 0,5° С·м⁻¹. При отсутствии пятен средний фон первичной продукции составлял на I полигоне в северной экосистеме 0,8, в южной - 0,5 мг С·м⁻³·день⁻¹. На II полигоне средний фон первичной продукции был равен 0,67 мг С·м⁻³·день⁻¹.

Распределение числа пятен с максимальной первичной продукцией при отмеченном изменении максимальных значений градиентов на обоих полигонах носит нормальный характер (рис. 13, а, кривые 3, 4). Наибольшее число пятен приходится на средние градиенты - 0,35 °С·м⁻¹ (I полигон) и 0,325 °С·м⁻¹ (II полигон).

Исследованная зависимость изменения средних величин первичной продукции в пятнах P_p от максимальных значений градиентов температуры G может быть выражена следующими уравнениями:

$$P_{pI} = 7,80 \cdot G_I \text{ (I полигон)}, \quad (14)$$

$$P_{pI,2} = 4,96 \cdot G_{I,2} + 1,08 \text{ (I и II полигоны; рис. 13, б)}. \quad (15)$$

До 15 % величин первичной продукции в пятнах по двум полигонам выбраковано вследствие очень высоких показателей, встретившихся на II полигоне, что, возможно, связано с влиянием неучтенных биотических факторов или меньшего числа станций.

Соотношение распределения скоплений первичной продукции, хлорофилла "а" и феофитина "а" характеризуется четкими связями. Обильные пятна первичной продукции находятся там, где преобладает хлорофилл живых водорослей (рис. 14, А, ст. 3201 - 3206, 3210 - 3207, 3192 и др.; рис. 14, Б, ст. 3260, 3252, 3256, 3261). На этих станциях, как правило, хлорофилла в 1,5 - 5 раз больше, чем феофитина, но иногда количества их совпадают (рис. 14, А, кривые 1, 2, 3). Если количество хлорофилла падает, но увеличивается масса феофитина, то первичная продукция понижается, и наоборот (рис. 14, А, ст. 3192, 3213, 3214). То же самое происходит на II полигоне (рис. 14, Б).

В целом, на II полигоне в пятнах обнаружены более высокая первичная продукция и наибольшее количество хлорофилла "а" и феофитина "а". Самое высокое содержание хлорофилла "а" (до 0,83 мг·м⁻³, что в 1,5 раза больше, чем феофитина) обеспечивало на ст. 3255 и наибольшую первичную продукцию - 11,95 мг С·м⁻³·день⁻¹. Это наблюдается на периферии циклона Ц₁ на границе поднимающихся с большей скоростью и опускающихся с низкой скоростью вод у нижней границы термоклина или подповерхностной водной массы Бенгальского Антициклона на глубине 55 м (рис. 14, Б, ст. 3255).

Оценивая особенности развития автотрофного звена на исследованных полигонах, можно видеть различный характер распределения его компонентов во всей толще вод (или по осредненным слоям) и на отдельных горизонтах вблизи максимумов градиентов температуры и плотности. Основная масса всех компонентов автотрофного звена сосредоточена в пятнах, расположенных у этих градиентов. Поскольку максимальные уров-

ни компонентов в пятнах по полигонам и экосистемам различаются не слишком резко, "бедные" и "богатые" области, выделенные по средним показателям, в действительности относительно уравниваются. Тем не менее, сохраняются более богатыми северная экосистема I полигона и восточная экосистема II полигона.

Влияние гидрологических условий достаточно строго обуславливает распределение и развитие автотрофных компонентов и продуктов их разрушения (феофитин). Наиболее обильные пятна возникают, главным образом, в зонах подъема вод с не слишком высокими, до $(1 - 2) \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, вертикальными скоростями в основных струях циклонических круговоротов или на крайних перифериях антициклонов, что хорошо соответствует зонам, обогащенным биогенными элементами.

Противоположный характер распределения наблюдается у органической взвеси: основная масса взвеси находится в конвергентных зонах при опускании вод со средней скоростью $2,55 (0,5 - 5,0) \cdot 10^{-4} \text{ см}^{-1}$ вблизи максимумов градиентов температуры и плотности на границах водных масс. Южная экосистема I полигона по взвеси значительно богаче северной вследствие наличия в ней обширной зоны опускания вод на южной границе дивергенции.

Гетеротрофное звено, микро - и мезозoopланктон. В микрoзоопланктоне учитывали только простейших и рачкового планктон - науплиусов копепод и мелких копепод, до 1,5 мм. Микрoзоопланктон исследован по всем выбранным горизонтам и слоям. Мезозoopланктон собран в поверхностном квазиоднородном слое и во всей толще от 0 до 200 м. Кроме того, в казиднородном слое мезозoopланктон собирали почти непрерывно специальным насосным аппаратом (см. гл. 10).

Рассмотрим распределение каждой из групп микрoзоопланктона.

Максимальная биомасса простейших в своем распределении особенно четко связана с уровнем первичной продукции в пятнах и количеством в этих пятнах хлорофилла и феофитина. Как отмечалось выше, пятна первичной продукции расположены у горизонтов первого и второго вертикальных максимумов градиентов температуры и плотности. На I полигоне этим горизонтам соответствуют верхняя и нижняя границы Аравийской (D) водной массы, а на II полигоне - обе границы подповерхностной водной массы Бенгальского Антициклона.

Зоны обилия простейших, как и всего автотрофного звена, хорошо соответствуют в северной экосистеме основным струям циклонов (Π_1 и Π_4 , ст. 3203, 3193) и районам стыка циклонических и антициклонических потоков (Π_1 и A_3 ; Π_1 и A_1 , ст. 3197 - 3196, 3203, 3204 против ст. 3209), чаще на границах поднимающихся и опускающихся со средней вертикальной скоростью $1,2 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ вод. В южной экосистеме основная масса простейших в обильных пятнах расположена между осью и южной границей зоны дивергенции в медленно поднимающихся или опускающихся водах (ст. 3222, 3220), а также на ст. 3213 на периферийных потоках антициклонической и циклонической (Π_2) циркуляции (рис. 11, A, 14, A).

Явно заметна тенденция к приуроченности численности простейших во всех слоях и на всех горизонтах к зоне дивергенции. Однако, наиболее высокие величины биомассы простейших занимают также центральные области зоны дивергенции только в индонезийских водах квазиоднородного слоя. В то же время, в более глубокой Аравийской водной массе (D) в подповерхностном слое основные обильные пятна простейших были расположены севернее зоны дивергенции, т. е. в северной экосистеме.

На II полигоне наблюдалась аналогичная связь между распределением простейших и автотрофного звена, что особенно хорошо заметно на ст. 3258, 3259, 3257, 3252, 3256, 3254, 3255 (рис. 14, B).

Характер распределения максимальных пятен рачкового микрoзоопланктона по численности и биомассе в общих чертах близок. Нет каких-либо четких особенностей в распределении пятен рачкового микропланктона по акватории северной и южной экосистем - богатые скопления находились как на горизонтах максимумов градиентов, так и по отдельным водным массам. Обильные пятна рачков найдены в основном в зонах слабого подъема или опускания вод, часто на стыках разнонаправленных потоков - в

периферийных районах циклонов Ц₁, Ц₄, Ц₅, - на южной границе зоны дивергенции (ст. 3222), на стыке струй Ц₄ с периферийными потоками антициклонов А₁ и А₃, на перифериях основных струй Ц₁ при скорости менее $1 \cdot 10^{-4}$ см·с⁻¹ (ст. 3199, 3195, 3193, 3202, 3203, 3211, 3212).

Отмеченные районы обильных пятен рачков на многих станциях обоих полигонов совпадают с зонами обилия хлорофилла "а" и первичной продукции, а также с зонами наибольшей биомасс простейших на верхнем максимальном градиенте и на промежуточных ступенях (рис. 14). Такое совпадение позволяет построить зависимость между максимальными скоплениями мелких рачков, как и простейших, и максимальной первичной продукцией в пятнах. На рис. 15 а, б виден достаточно определенный характер этой зависимости.

Наибольшее число скоплений копепод и простейших наблюдается при нижнем пределе значений максимальных пятен первичной продукции. Таким образом, кривая распределения числа максимальных пятен микрозоопланктона в зависимости от максимальной первичной продукции отличается от нормальной. Связь средних биомасс в максимальных скоплениях микрозоопланктона с богатыми пятнами первичной продукции из-за большого разброса величин выражена нечётко (рис. 15 в).

Рассмотрение соотношения количеств автотрофного звена и микрозоопланктонных групп позволяет представить характер их взаимодействия. На рис. 14 можно видеть неоднозначность изменений рассматриваемых групп по широтным разрезам полигонов. Однако, можно заметить и некоторые чёткие зависимости.

Так, с уменьшением первичной продукции и хлорофилла увеличивается биомасса мелких копепод, что позволяет говорить о потреблении рачками водорослей. Напротив, с увеличением первичной продукции биомасса рачков, питающихся фитопланктоном, начинает медленно возрастать и достигает своего максимума. После интенсивного выедания продукция водорослей резко уменьшается, что, в свою очередь, снижает развитие рачков. В результате их биомасса резко падает. Это приводит к противофазному изменению биомассы мелких копепод и первичной продукции, которое и проявляется очень чётко на рис. 14.

В конце периода развития рачкового микрозоопланктона, при резком падении его биомассы и первичной продукции, наступает пик нарастания массы простейших. Очевидно, простейшим легче использовать отмирающие водоросли и разлагающихся рачков, а также продукты их выделений, чем живые формы, поэтому они часто находятся с ними в противофазе. С другой стороны, простейшие на многих станциях состоят в противофазе с первичной продукцией, а это может означать, что они сами потребляют делящиеся водоросли параллельно с питающимися водорослями рачковым планктоном и многими видами мезозоопланктона.

В целом, из соотношения биомасс изученных компонентов вытекает, что меньшая продукция фитопланктона в южной экосистеме; но такое же высокое, как и в северной, развитие микрозоопланктона создают на юге более напряженные отношения между автотрофным и гетеротрофным звеньями. Здесь наблюдается поэтому более интенсивное использование взвеси.

Ввиду того, что сбор и изучение мезозоопланктона осуществляли только в поверхностной Экваториальной водной массе, по всей толще мы не имеем возможности сравнить обилие и распределение планктона на горизонтах максимальных градиентов. Поэтому рассмотрим характер распределения пятен мезозоопланктона в исследованном слое.

Сопоставление данных по мезозоопланктону, собранному двумя орудиями лова - планктонными сетями и насосным аппаратом "Комплекс Поле" (см. гл. 9), позволяет считать пригодными оба метода для оценки массы планктона в небольшом по толщине слое. Пятна мезозоопланктона со средней биомассой 150 - 200 мг·м⁻³ распределяются, как и микрозоопланктон, чаще всего на стыке поднимающихся и опускающихся с небольшими скоростями вод, в основных и периферийных потоках циклонов Ц₁, Ц₂, Ц₅ (ст. 3197, 3202, 3203, 3222) и на перифериях антициклонических циркуляций А₁ - А₃ (ст.

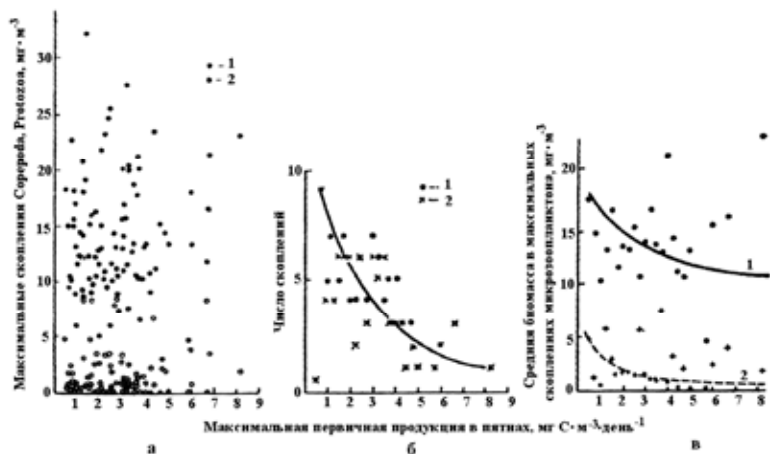


Рис. 15. Распределение пятен максимальных значений биомассы мелких копепоид и простейших (а) в скоплениях, их числа (б) и средних значений биомассы (в) в зависимости от максимумов первичной продукции в пятнах на границах раздела вод I полигона:

1 – пятна мелких копепоид; 2 – пятна простейших

Наилучшее соответствие в распределении обильных пятен обнаружено между зоопланктоном (особенно по насосным данным) и первичной продукцией, определенной на нижней границе рассматриваемого квазигоднородного слоя с Экваториальной водной массой.

Интересно отметить, что зафиксированные скопления мезозоопланктона в квазигоднородном слое расположены точно на тех же станциях, где обнаружены достаточно обильные пятна первичной продукции (рис. 11, А, б).

Разработанные П. В. Щербатенко аппаратура и методика сбора мезозоопланктона позволяют получать материал в узлах двухмерной пространственной сетки с любой заданной дискретностью по вертикали до 100 м и горизонтальной дискретностью от нескольких сантиметров до 5 - 7 м. Горизонтальная дискретность даже при непрерывном сборе зависит от скорости дрейфа судна. Сочетание мелко- и мезомасштабной сетки станций дает возможность выявить реальную пятнистость распределения планктона. Как было видно из предыдущего описания, зоны наиболее обильных пятен мезозоопланктона совпадают с аналогичными зонами других гетеротрофов и автотрофов. Эти зоны характеризуются и наибольшим количеством элементарных пятен (см. гл. 9).

Статистический анализ материалов дал возможность получить средние характеристики пятен - скоплений. Средний размер пятен на I полигоне был равен 40 м, на II полигоне - 90 м. Расстояние между скоплениями на I полигоне равно 90 м, на II полигоне - 170 м. Интенсивность пятнистости - количество скоплений на 1000 м пространства - на I полигоне менялась от 1 до 15 (среднее 4), на II полигоне - от 1 до 6 (среднее 3). Средняя биомасса мезозоопланктона в северной экосистеме ($60 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) была вдвое выше, чем

в южной ($30 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), а в зоне дивергенции это промежуточная величина - $38 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (см. гл. 10).

Критериями влияния динамической активности на мелкомасштабное распределение зоопланктона можно считать, по мнению П. В. Щербатенко, то или иное соотношение изменчивости размеров пятен, расстояний между ними и частот их встречаемости. Установлено, что в зависимости от размера пятна и характера динамической активности вод меняется продолжительность существования пятен: у мелких пятен при достаточно активном движении воды она не больше суток, крупные могут существовать неделю и более.

1.4.2. Зависимость скорости функциональных процессов у массовых видов планктона от пятнистости их распределения

Определение скоростей функциональных процессов производилось в многочисленных экспериментах, проведенных на борту судна в ряде экспедиций.

Исследование суточных пищевых рационов у массовых копепод и содержания в них органического вещества по углероду из разных по динамической структуре вод в Индийском океане позволило оценить роль в питании растительной и животной пищи, а также уровень рационов в зависимости от обилия планктона и пятнистости его распределения.

В большинстве случаев большая или меньшая упитанность животных по углероду хорошо согласуется с уровнем рационов. Высокая упитанность наблюдается у животных, интенсивно питающихся и имеющих наибольшие рационы. Это происходит часто в конвергентных водах или при слабом их подъёме на стыках разных потоков, на периферии или в струе циклонических вихрей, где обнаружены наибольшие пятнистость планктона и его продукция (см. выше и гл. 13).

Наиболее высокие рационы (от 69 до 154 % массы тела) зафиксированы у выловленных из пятен всеядных, иногда в значительной мере хищничающих форм, и у мигрантов. К ним относятся такие виды, как *Temora*, *Scolecithrix*, *Pleuromamma xiphioides* и другие (по экспериментальным неопубликованным данным). Вне пятен у большинства видов рационы составляли 8 - 20% массы тела, т. е. отличались от рационов в пятнах в 3 - 20 раз.

Упитанность в пятнах у ряда особей была особенно высока ночью - до $542 \text{ мкг С} \cdot \text{экз.}^{-1}$, днём - $74 \text{ мкг С} \cdot \text{экз.}^{-1}$, а в бедных водах вне пятен ночью только в 2 - 3 раза выше, чем днём, и колебалась в среднем от 40 до $122 \text{ мкг С} \cdot \text{экз.}^{-1}$. В пятнах более упитанна также молодь (рис. 16, см. рис. 11, 14). Сравнение скорости дыхания у организмов, выловленных из их скоплений и вне таковых, показало достаточно чёткую картину различий. Например, по материалам Е. В. Павловой (см. гл. 12), дыхание у всех исследованных видов в зонах обилия планктона оказалось в среднем на 50 % ниже, чем в фоновой зоне (рис. 17).

У животных, выловленных из плотных микроскоплений на поверхности или на глубине 5 м, интенсивность дыхания была еще более низкой. Так, уменьшение интенсивности дыхания у взрослых *Pontella* из микроскопления составляло 80 %, у самок *Euchaeta* - 35 %, у взрослых *Oncaea* дыхание понизилось в 2,5 раза.

Не обнаружено связи неоднородности распределения массовых видов копепод с уровнем их основного обмена. Но начальная реакция метаболизма в эксперименте зависит от ряда показателей, в том числе и от концентрации организмов в облавливаемых горизонтах (см. гл. 11). Это обстоятельство свидетельствует о наличии взаимосвязи неоднородности распределения зоопланктонтов и их общего обмена.

Таким образом, зависимость дыхания организмов от их собственной плотности в море (как и в эксперименте), а также при обилии пищи выражается в большинстве случаев снижением интенсивности обмена с увеличением плотности особей или биомассы

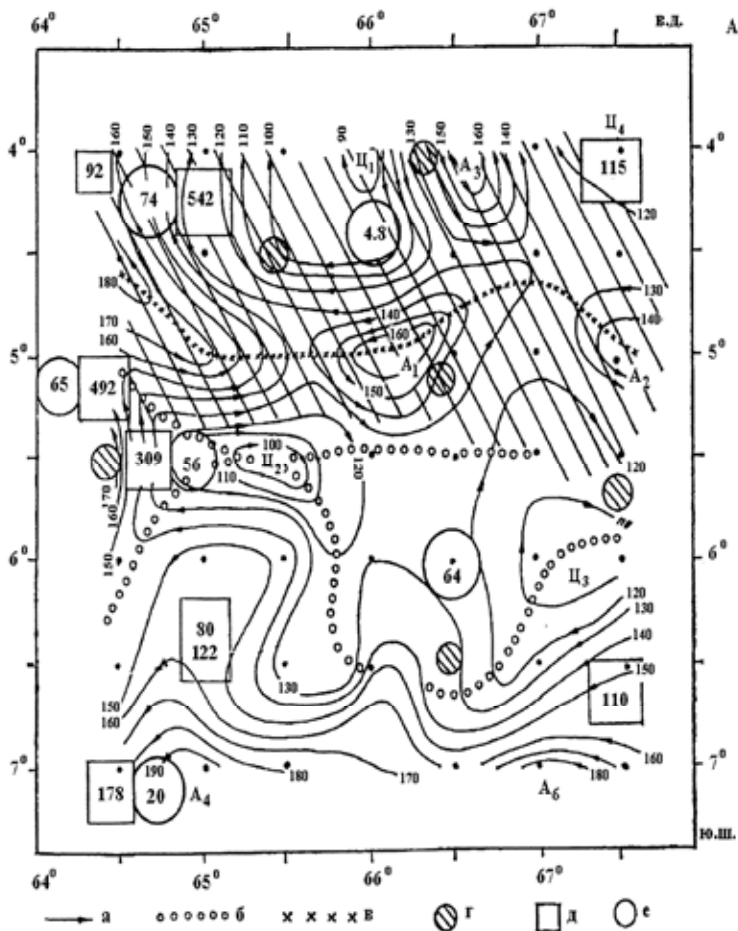


Рис. 16. Распределение содержания углерода в телах животных в водах различной динамической активности:

а – изолинии динамических высот на горизонте 50 м; б – ось дивергенции, северная и южная границы; в – ось конвергенции; г – области наиболее высокой пятнистости (заштрихована зона повышенной биомассы планктона); д, е – уровни содержания углерода (мкг С экз⁻¹) в телах копепоид соответственно ночью и днем

скоплений. Поскольку исследованные районы в Индийском океане относятся к неустойчивым и не слишком богатым зонам (с биомассой до $300 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) субэкваториальных дивергенций с наличием большого числа разных вихрей и фронтов, в целом здесь наблюдаются резкие колебания и упитанности организмов, и всех элементов баланса вещества и энергии. Состав пищи в рационах также сильно колеблется - большинство видов всеядны, у них наблюдается смена потребления то растительной, то животной пи-
щи, что связано с питанием в

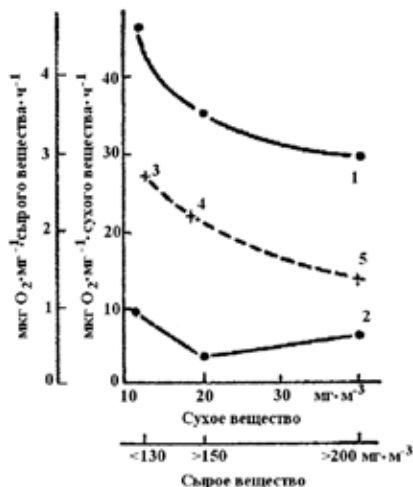


Рис. 17. Зависимость интенсивности энергетического обмена у планктонных животных от плотности (биомассы) мезозоопланктона в районах планктонных скоплений (по материалам Е.В. Павловой, см. гл. 12 настоящей монографии, а также отчет о работах в 23-м рейсе нис «Профессор Водяницкий», 1987 г.).

1 – средний общий обмен у группы всех исследованных видов; 2 – средний основной обмен у группы всех исследованных видов; общий энергетический обмен: 3 – у *Euchaeta marina*, 4 – у *Pontella sp.*, 5 – у *Oncaea venusta*

конкретных разнородных пятнах планктона. Наблюдается и избыточное питание в наиболее богатых пятнах, которое быстрее всего способствует удовлетворению потребностей роста и обмена, как было нами показано ранее (Петипа, 1981).

Характерные особенности размножения и плодovitости рачкового зоопланктона отмечены для исследованных экосистем неустойчивых дивергентных зон. Наиболее интенсивное размножение хищничающих копепод наблюдалось в районах, где обнаружены максимальные скопления фито- и зоопланктона. Эти районы расположены в основных струях и на перифериях вихрей или на стыках разнонаправленных потоков. Размножение преимущественно фитофагов и эврифагов во фронтальных зонах было интенсивнее в 4 - 5 раз, чем в других акваториях. Плодовитость рачков тесно связана с кормностью районов и наличием богатых пятен пищи. В

наблюдаемый период генеративный прирост у всех видов копепод колебался от 1 до 30 % массы тела (Сажина, 1986, 1987, Sazhina, 2006) (см. гл. 10).

Проведение полного статистического анализа взаимодействия элементов экосистем позволяет вскрыть характер и отличия процессов, протекающих в экосистемах, в северной и южной экосистемах I полигона (см. гл. 14). Этот анализ показал, что, прежде всего, все функциональные процессы осуществляются более интенсивно на границах раздела водных масс, чем в остальной толще. В северной экосистеме, на границах раздела, где скапливается основная масса планктона, в целом преобладают продукционные процессы и образование нового вещества за счет первичного продуцирования и интенсивного использования биогенных элементов, приносимых восходящими потоками. Как было видно из непосредственных наблюдений, северная экосистема характеризуется относительным богатством планктона. Здесь наблюдается относительно слабое влияние гидрологических параметров на остальные элементы экосистемы, но сильное воздейст-

вие гетеротрофов, особенно на формирование гидрохимического режима. В северной экосистеме вскрыта также более сложная система связей между её элементами, хотя функциональные процессы и поток вещества и энергии менее интенсивны.

Напротив, в южной экосистеме преобладают деструкционные процессы, наблюдаются более сильное воздействие гидрологических факторов на остальные и существенное влияние автотрофов на биогенные элементы, что вызывает уменьшение их содержания в воде. Меньшее число функциональных связей здесь характеризуется большей интенсивностью, чем в северной экосистеме. Наблюдаемый характер функциональных процессов в южной экосистеме обусловлен наличием обширной зоны интенсивного опускания вод на южной границе дивергенции. Эти воды содержали мало биогенных элементов, но много кислорода, необходимого для деструкционных процессов. Последние вызвали образование большого количества мертвой органической взвеси, наличие которой подтверждается полевыми исследованиями.

Математическая алгоритмическая модель вычисления лимитирующих связей между элементами экосистем, выполненная по материалам более ранней экспедиции в те же районы Индийского океана (Андрюшенко, Макаров, 1986), подтвердила основные результаты, полученные в настоящем исследовании: в зоне Южной Субэкваториальной Дивергенции сильное влияние на большинство элементов экосистем оказывают первичная продукция, органическая взвесь и кислород.

1.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ. МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ СКОПЛЕНИЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ

Итак, проведенный комплекс исследований в Индийском океане и использование материалов более ранних наших экспедиций в Тихий океан и Черное море (Петипа и др. 1965; Петипа и др. 1974; 1975; Петипа 1986 а; 1986 б; Петипа, Павловская, 1986) позволяют прийти к следующему обобщению.

Во всех районах Мирового океана - устойчивых и неустойчивых, богатых и бедных, чаще всего на границах раздела водных масс и отдельных потоков или в результате действия биотических факторов образуются скопления планктонных организмов многих трофических уровней. В устойчивых по динамической активности водах границ раздела немного, и они совпадают в основном с границами сезонного термоклина. В динамически активных районах наблюдается значительно более сложная гидрологическая структура водной толщи: наличие многочисленных вклинивающихся друг в друга разнотечных потоков, вызывающих инверсию температуры и солёности и создающих различные фронты, приводит к образованию в вертикальной толще и по горизонтали целого ряда высокоградиентных слоев. Эти слои и являются границами раздела вод и первопричиной образования вблизи границ скоплений планктона.

Разнообразие условий в динамически активных неустойчивых зонах океана дает возможность вызвать большее число причин и механизмов образования планктонных скоплений, чем в других, более однородных районах. Именно поэтому в Индийском океане были выбраны для исследования зоны Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций, характеризующихся высокой динамической активностью вод. Дивергенция является действительной границей раздела между северной и южной структурными зонами Индийского океана. Каждая из зон имеет свои водные массы. Границами их раздела являются высокоградиентные солёностно-плотностные фронты на осях дивергенции, где образуются интенсивные восходящие потоки, сочетающиеся с нисходящими на южной границе дивергенции. Внутри исследованных водных масс обнаружен ряд интрузивных потоков.

Какие же скопления, где и как образуются в исследованных динамически активных зонах?

Наблюдения показали, что максимальные скопления автотрофного звена (хлоро-

филл "а", первичная продукция, биомасса фитопланктона), органической взвеси и гетеротрофов (простейшие и рачковый микрозоопланктон) в эвфотической зоне образуются главным образом на границах раздела водных масс при достаточно больших температурно-солёностно-плотностных градиентах. Наибольшие величины первичной продукции в пятнах - от 1 до 12 мг С·м⁻²·день⁻¹ - обнаружены при градиенте 0,2 - 0,6 °С·м⁻¹, а от 4 до 12 мг С·м⁻²·день⁻¹ - при градиенте 0,2 - 0,5 °С·м⁻¹. Наибольшее число пятен встречается при градиенте 0,32 - 0,35 °С·м⁻¹. При этом, чем больше количество хлорофилла "а", тем выше первичная продукция в пятнах. С понижением массы хлорофилла и увеличением массы феофитина первичная продукция в пятнах падает. Наиболее обильные пятна на границах раздела обычно образуются при небольших и средних скоростях потоков - до (1 - 5)·10⁻⁴ см·с⁻¹ в зонах подъёма - в основных струях циклональных круговоротов, часто на стыке с опускающимися водами на перифериях антициклонов. Расположение пятен над или под высокими градиентами температуры и плотности зависит от соотношения скоростей и направления восходящих или нисходящих потоков. Обильные пятна могут возникать также вдоль границ быстро движущихся (более 10·10⁻⁴ см·с⁻¹) встречных потоков.

При расходящихся вертикальных водных потоках у верхней и нижней границ водных масс происходит размыwanie градиентов и разделение скоплений. Напротив, сближение градиентов и скоплений или их слияние наблюдается при встречных потоках или при опускании вод к нижней границе водной массы. При равномерном распределении характеристик среды в отдельных слоях или в толще водной массы количество пятен высокой первичной продукции составляет не более 2 - 13 % их числа на границах раздела.

Отмеченный характер распределения пятен - скоплений компонентов автотрофного звена свидетельствует о механическом их переносе течениями или отдельными водными потоками к высоким термо-, гало-, пикноградиентам и с последующим их концентрированием вблизи последних. Развитие в этих местах автотрофов обеспечивается притоком биогенных элементов с восходящими потоками. Такое сочетание процессов можно считать одним из механизмов образования пятен - скоплений неподвижного фотосинтезирующего фитопланктона, или автотрофов, в зонах подъема вод.

Районы и глубины нахождения максимальных скоплений гетеротрофного микрозоопланктона в общих чертах хорошо совпадают с зонами распределения обильных пятен первичной продукции и хлорофилла "а". Обычно богатые пятна микрозоопланктона были найдены вблизи плотностных градиентов в основных (но ближе к периферии) струях циклонических круговоротов, на периферии антициклонов, т. е. в зонах небольшого подъёма или опускания вод со скоростью (1,2 - 3,0·10⁻⁴ см·с⁻¹), часто на стыках разнонаправленных потоков из различных циркуляций. При этом наибольшие количества простейших и рачкового микрозоопланктона были обнаружены в различных водных массах - простейшие преобладают в Индонезийской поверхностной водной массе в зоне дивергенции, рачковый микрозоопланктон - в более глубокой Аравийской (D) водной массе. В то же время самые обильные пятна тех и других найдены на границах раздела водных масс вместе с автотрофами в северной экосистеме, т. е. севернее зоны дивергенции. Количество максимальных скоплений микрозоопланктона связано обратной зависимостью с ростом величин первичной продукции в максимальных ее пятнах, а иногда и с простейшими.

Если рассматривать в динамически активных районах характер распределения планктона по линии автотрофы - растительные гетеротрофы - взвесь, то можно видеть чёткую закономерность. Если автотрофы в большей степени приурочены к зоне подъёма вод (рис. 11), то гетеротрофный микрозоопланктон (особенно рачковый) обитает главным образом на стыке встречных потоков, как в зонах подъёма, так и в зонах опускания. Максимальные же количества органической взвеси образуются во всех конвергентных зонах, в центрах антициклонов, вдоль границ быстро движущихся потоков и на стыках разнонаправленных струй. Особенно много взвеси обнаружено на южной границе дивергенции в опускающихся водах, чем вызвано обогащение взвесью южной

экосистемы I полигона.

Небольшие скорости движения простейших и рачкового микрозоопланктона не обеспечивают их самостоятельного активного перемещения в водной толще, поэтому, как и автотрофы, микрозоопланктон переносится даже слабыми течениями. Однако как более крупные (до 1 мм) и подвижные формы микрозоопланктон разносится быстрее и дальше автотрофов расходящимися от центра потоками циклонических круговоротов. В результате основная масса микрозоопланктона скапливается в областях относительно слабого подъёма и опускания вод. Плотностные градиенты в отмеченных условиях задерживают микрозоопланктон на границах водных масс так же, как и автотрофов, и, в целом, при тех же показателях. Описанное сочетание размеров и подвижности микрозоопланктона с соответствующими скоростями и направлениями разнокачественных водных потоков наряду с высокими градиентами гидрологических параметров (температуры, солёности, плотности, скорости течений) представляет механизм образования и распределения скоплений микрозоопланктона.

Высокая подвижность еще более крупного мезозоопланктона вносит свои изменения в механизм образования и распределения скоплений у этой группы животных. Только самые высокие плотностные градиенты в верхних слоях при относительно слабых течениях (Petipa, 1985) задерживают активных мигрирующих организмов размером 2 - 5 мм и вызывают образование их скоплений, как это наблюдалось, например, у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море у верхней границы резкого термоклина (до 2 - 10° C·см⁻¹) (Петипа и др., 1965; Петипа, 1966).

Миграции как элемент поведения, таким образом, являются одной из причин, приводящих при соответствующих условиях к образованию скоплений мезозоопланктона. Иначе говоря, сочетание миграций с определёнными скоростями и направлениями водных потоков и высоких градиентов гидрологических характеристик представляет один из механизмов образования скоплений у мезозоопланктона.

Как было показано выше (см. гл. 1, разд. 1.3, 1.4.2), наличие скоплений существенно влияет на скорости функциональных, физиологических процессов у планктонных организмов.

Одной из главных причин изменения характера и скоростей физиологических процессов - потребления пищи, роста, дыхания, производства яиц и др. - у организмов разных трофических уровней является увеличение степени плотности и агрегатности пищевых объектов и их потребителей по всем пищевым цепям. Скорости этих процессов могут резко увеличиваться или достигать оптимума, или, как при дыхании, уменьшаться, но во всех случаях они отличаются от тех, которые наблюдаются при равномерном среднем распределении видов планктона и приводят к более выгодному для организмов состоянию при конкретных условиях окружающей среды. Для целей прогнозирования скоростей функциональных процессов необходимо иметь в виду, что при разнокачественной пище, одной и той же степени её концентрации и агрегатности, скорости отмеченных процессов могут быть различными (см. гл. I, разд. 1.3 и 1.4.2).

Вторым основным фактором, изменяющим скорости функциональных процессов при наличии скоплений, является прерывистое питание организмов в течение суток, обусловленное предварительным поиском пищи в скоплениях или наличием миграций. Прерывистое питание, таким образом, накладывается на агрегатное распределение пищи на границах раздела вод. Чем выше степень агрегатности и концентрации пищи в скоплениях, тем интенсивнее процесс питания. Чем короче период питания у организмов, и чем он больше приближен к ночи, тем большие возможности у фитопланктона для роста и увеличения первичной продукции и тем лучше обеспечены пищей животные, особенно мигрирующие. В этих условиях, как было показано выше (см. также (Petipa, Makarova, 1969)), возрастают скорости всех процессов, связанных с интенсивным питанием. С другой стороны, интенсивное питание в скоплениях сопровождается уменьшением трат на энергетический обмен, что увеличивает долю полезной энергии. В целом, такой механизм приводит к увеличению массы питающейся популяции и концентрации ее пищи.

Процесс переваривания животными пищи в таких условиях приводит к увеличению скорости выделения твердых экскретов и уменьшению жидких, тем самым увеличивая роль мертвой органической взвеси в зоне скоплений.

Сравнивая функциональные характеристики планктонных сообществ из разных зон, можно убедиться в реальности обнаруженной ранее закономерности (Петипа, 1986 *a*; Petipa, 1978). В малоустойчивых, но более богатых умеренных районах океана и в зонах периодически возникающего апвеллинга при интенсивном развитии автотрофного фитопланктона у гетеротрофного зоопланктона пищевой спектр узок за счет значительного потребления фитопланктона или микроорганизмов, рационы высоки, как и скорости накопления органического вещества в телах и выделения твердых экскретов. При этом энергетический обмен резко падает. В олиготрофных океанических, относительно устойчивых районах океана наблюдаются расширение пищевого спектра и развитие всеядности, а также хищнической активности у большинства видов низших гетеротрофных уровней, уменьшение рационов и скорости накопления органического вещества в телах организмов с одновременным увеличением трат на обмен и выделения жидких экскретов.

В динамически активных неустойчивых зонах на границе экосистем и водных масс наблюдается промежуточная ситуация - резкие колебания состава пищи и всех элементов пищевого баланса.

Однако, наличие обильных пятен планктона во всех зонах океана - богатых и бедных, устойчивых и неустойчивых, в большей степени совмещающихся по трофическим уровням в устойчивых районах, приводит, в целом, к лучшему снабжению организмов пищей для интенсивного роста и размножения, так как все жизненные реакции у организмов (по новообразованию органического вещества и накоплению его в телах организмов за счёт питания, как и дальнейшему его использованию) протекают, как было видно, более интенсивно в пятнах, чем вне их, и при этом меньше теряется энергии при дыхании.

Наличие обогащенных пятен планктона во всех областях океана, особенно на границах экосистем и вблизи градиентов различных факторов, уравнивает до некоторой степени условия по количеству планктона и доступной пищи. Можно согласиться с мнением Дж. Стила (Steele, 1978 *b*) о том, что пространственная неоднородность распределения поддерживает стабильность системы «хищник - жертва» в широком смысле.

Кроме того, можно считать, что агрегирование потребителя способствует более оптимальному и рациональному использованию пищевых ресурсов, что выгодно также пищевым объектам, например фитопланктонным видам. А агрегирование пищевых объектов помогает полнее и скорее использовать их потребителями. Экспериментальные и полевые наблюдения, как было видно, это подтверждают.

Каковы же задачи при дальнейших исследованиях пятнистости планктона и её роли в функциональных процессах организмов?

Как уже было сказано выше, в настоящее время теоретические представления развиваются очень интенсивно, и уже создано несколько концепций по причинам возникновения и разрушения пятен, закономерностей их существования, критическим размерам и другим характеристикам. Однако, остаются значительные методические трудности в исследовании конкретных пятен планктона и их экологической роли в экосистемах. Трудно разделить влияние разномасштабных гидрофизических процессов, существующих в океанах и накладывающихся друг на друга: крупно-, мезо- и мелкомасштабных циркуляций, а также микромасштабных процессов, связанных с микроградиентами в сантиметровом масштабе факторов.

До сих пор не отработана как следует надежная методика количественного длительного и непрерывного сбора материала по разным трофическим уровням, необходимая для соответствующих суждений. Конечно, встаёт проблема обработки колоссального материала по большому комплексу исследований, особенно биологического материала, получаемого при этих работах. Необходимы новые машинные методы обработки сборов планктона. Очень трудно методически оценивать в природе, в конкретных

условиях среды в малых пространственных и временных масштабах колебания скоростей основных процессов жизнедеятельности организмов с учетом плотности распределения и потребителей, и жертв.

Следует чётко выделять конкретные, относительно самостоятельные экологические системы, что в океане значительно труднее делать, чем на суше.

Необходимо исследовать структурные и функциональные характеристики в каждом конкретном районе отдельно, так как конкретные физические и биологические условия отражаются на абсолютных величинах скоростей процессов жизнедеятельности планктона; изучать направленность и характер этих процессов в скоплениях планктона и вне таковых в их динамике; разрабатывать новые комплексные подходы для изучения закономерностей функционирования экосистем полевыми и экспериментальными методами.

Большое внимание следует обратить на изучение характеристик поведения организмов как одного из важнейших факторов образования скоплений. При этом необходимо исследовать поведение как отдельных организмов, так и популяции вида в целом.

На основе одновременно полученных материалов необходима классификация направленности изменений процессов в популяциях и сообществах экосистем структурного и функционального профилей в зависимости от условий среды. Такая классификация даст надежное основание для суждения об ожидаемых результатах при выбранном изменении факторов среды и, следовательно, важна для прогнозов.

Необходимо использовать биологический и математический анализ взаимодействия элементов экосистем, что поможет вскрыть регуляторные механизмы существования и причины изменений экосистем.

В теоретическом плане необходимо создание единой теории существования, развития и функционирования скоплений организмов - основного способа организации компонентов живых организмов в океане. Эта теория должна резко отличаться от существующих представлений, основанных на условных средних показателях факторов среды и процессов.

Сходные задачи были поставлены американскими учеными. Дискуссия о будущих направлениях в исследовании морского зоопланктона на конференции морских зоопланктологов в Калифорнии (США) в 1988 г. (Future marine ... , 1989) позволила выделить главные темы будущих исследований. В них входят:

- 1) характеристика мелкомасштабного поведения индивидуумов, приводящая к лучшему пониманию динамики скоплений и их рассеивания;
- 2) определение высокой вариабельности окружающей среды вместо средних условий, влияющей на физиологию и поведение организмов;
- 3) зависимость показателей процессов рождаемости, отмирания и роста от окружающих условий, происходящих одновременно как в настоящее время, так и в прошлом;
- 4) определение пищевых потребностей;
- 5) долговременные наблюдения за динамикой популяций и сообществ, которые позволят проанализировать межгодовую изменчивость и её причины;
- 6) необходимость проведения критической экспертизы в таксономии;
- 7) продолжение развития математического моделирования, объединяющего биологические, химические и физические параметры.

Конкретные работы могут включать в первую очередь дальнейшее развитие аппаратуры для получения *in situ* качественных измерений (а) с высокой частотой, неиспользованные возможности для долговременных измерений неучтенных факторов (б) и возможность мониторинга по рождаемости, росту и прочей физиологии (в).

Кроме того, желательно создать центр культивирования одного или многих видов организмов с полным спектром необходимых условий и океанический центр для непрерывных измерений на многих масштабных уровнях.

ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В ДИВЕРГЕНТНЫХ ПРИЭКВАТОРИАЛЬНЫХ ЗОНАХ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

2.1. ВВЕДЕНИЕ

Гидрологические исследования Индийского океана, выполненные в 23-м рейсе НИС “Профессор Водяницкий” (февраль - март 1987 г.), явились продолжением работ, начатых в 14-м рейсе этого же судна (январь - март 1983 г.), и проведены с целью изучения влияния условий среды в динамически активных зонах океана на распределение и развитие биологических составляющих исследуемых экосистем.

Основные результаты гидрологических исследований 14-го рейса НИС “Профессор Водяницкий” обобщены в работе (Плотников, 1986). В данной главе основное внимание уделено:

- описанию термогалинной структуры водных масс;
- выделению дивергентных и конвергентных зон, фронтов;
- выделению мезомасштабных вихревых образований;
- определению структуры крупномасштабных течений.

Наиболее подробный анализ структуры вод выполнен для тех поверхностей и слоев, где проводился сбор биологического материала: для поверхности океана, поверхностного квазиоднородного слоя, верхней границы термоклина, слоя максимального вертикального градиента плотности, слоя второго по величине максимума вертикального градиента плотности, нижней границы термоклина.

2.2. ПРИБОРЫ И МЕТОДИКА ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования термогалинной структуры вод производились зондом МГИ-4102 (“Исток-5”). Параметры и технические характеристики зонда (Руководство по гидрологическим работам в океанах и морях, 1977) следующие:

- канал измерения температуры: диапазон измерений от -2 до $+35^{\circ}\text{C}$, пределы допускаемого значения погрешности при доверительном интервале $(0.95 \pm 0.25)^{\circ}\text{C}$;
- канал измерения электропроводности: диапазон измерений от 1.5 до $6.5 \text{ см} \cdot \text{м}^{-1}$, пределы допускаемого значения погрешности при доверительном интервале 0.95 не более $(0.0020 \pm 0.0003) \text{ см} \cdot \text{м}^{-1}$;
- канал измерения гидростатического давления: диапазон измерений от 0 до 60 МПа, пределы допускаемого значения погрешности при доверительной вероятности 0.95 не более 0.5 % верхнего предела измерений;
- канал измерений концентрации растворенного в морской воде кислорода: диапазон измерений $0-12 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$, пределы допускаемого значения погрешности при доверительной вероятности 0.95 не более 2 % верхнего предела измерений.

Перфолента с записью информации, полученная в результате зондирования на каждой станции, передавалась на судовую ЭВМ, где по программе “Исток-5” производилась обработка первичной информации.

Измерения температуры воды поверхностного слоя океана на ходу судна выполнялись с помощью используемого измерителя температуры МГИ-4203 (“БИПТ”). Прибор имел следующие характеристики: диапазон измерений температуры от -2.5 до 30.0°C ,

предел допускаемой погрешности при доверительной вероятности 0.95 не более $\pm 0.15^{\circ}\text{C}$, показатель тепловой инерции не более 10 с.

Параметры течений и температура воды в толще океана измерялись комплексом МГИ-1301 ("Диск-2"). Технические характеристики комплекса: диапазон измерения скорости течения $1.5-175.0 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, предел допускаемой погрешности при доверительной вероятности 0.95 в течение 120 сут. $\pm 1.04 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, диапазон измерения течений $0-360^{\circ}$, предел погрешности при доверительной вероятности 0.95 в течение 120 сут. $\pm 5^{\circ}$. Диапазон измерения температуры от -2 до $+35^{\circ}\text{C}$, предел погрешности при доверительной поверхности 0.95 в течение 120 сут. $\pm 0.15^{\circ}\text{C}$. Автономность работы комплекса 120 сут, максимальная глубина погружения 3000 м.

Гидрологические исследования начались с выполнения поискового разреза от $1^{\circ}34.5'$ ю.ш. и $62^{\circ}38.1'$ в.д. до $9^{\circ}06.2'$ ю.ш. и $66^{\circ}38.0'$ в.д. (ст. 3176-3185, 6-8 февраля 1987 г.). Цель выполнения разреза - рекогносцировочный поиск Южной Субэкваториальной Дивергенции и районов с высокой биологической продуктивностью для обоснования выбора местоположения I полигона. Зондирования океана проводились комплексом МГИ-4102 через 30-60 миль (55-111 км) до глубины 1000 м, на ходу судна регистрировали температуру поверхности океана прибором МГИ-4203. В результате выполнения разреза была определена северная граница дивергенции на участке от $3^{\circ}20'$ до $4^{\circ}50'$ ю.ш.

Положение полигона I было выбрано на участке $4^{\circ}00' - 7^{\circ}00'$ ю.ш., $64^{\circ}30' - 67^{\circ}30'$ в.д. Размеры полигона 180×180 миль (333×333 км). Цель съемки полигона - исследование областей с высокой биологической продуктивностью в открытой части Индийского океана, изучение фоновых условий в этих областях, выявление связи биологической продуктивности с факторами среды, в частности с положением Южной Субэкваториальной Дивергенции. Съемку полигона выполнили за 10 сут (9-18 февраля 1987 г.); она включала 49 станций (3188-3236), расстояние между станциями около 30 миль. Зондирования проводились комплексом МГИ-4102 до глубины 1000 м. На переходах между станциями непрерывно регистрировалась температура поверхности океана измерителем МГИ-4203.

Гидрологические исследования в северо-восточной части Индийского океана проводились 13-29 марта 1987 г. Выполнена съемка полигона II из 30 станций (ст.3245-3274). Шаг между станциями около 60 миль по параллели и 30-60 миль по меридиану. Северный разрез полигона был выполнен с шагом по параллели 30 миль.

Целью выполнения гидрологической съемки на полигоне II также являлось изучение условий среды, благоприятствующих развитию биологической продуктивности в южной части Бенгальского залива и в зоне Северной Экваториальной Дивергенции. Измерения температуры и солёности на станциях проводили до глубины 1000 м комплексом МГИ-4101, регистрацию температуры поверхности океана - измерителем МГИ-4203.

2.3. ОСНОВНЫЕ СТРУКТУРНЫЕ ЗОНЫ И ВОДНЫЕ МАССЫ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

В Индийском океане выделяют две основные структурные зоны - северную и южную (Индийский океан, 1982). Граница между ними проходит по Южной Субэкваториальной Дивергенции.

Северная структурная зона характеризуется ярко выраженной сезонной изменчивостью течений под воздействием муссонной циркуляции атмосферы. В зимний период здесь развивается и играет решающую роль в водообмене между восточной и западной частями океана Северо-Восточное Муссонное Течение. В зоне взаимодействия этого течения с Экваториальным Противотечением формируются Северная Экваториальная Дивергенция и система циклонических круговоротов в ней. В летний период картина течений изменяется. Развивается Юго-Западное Муссонное Течение, размываются Северная Экваториальная Дивергенция и ее система циклонических круговоротов.

Северная структурная зона отличается от других зон Мирового океана обилием областей формирования водных масс и соответственно сложной структурой вертикального распределения термогалинных характеристик: несколько максимумов солёности, инверсии по температуре, интрузионные прослойки, ступени и т.д. Д. Рошфор (Rochford, 1964, 1966) выделил в верхнем 1000-метровом слое северной зоны пять высокосолёных водных масс. Для краткости изложения он обозначил их буквами А, В, С, D, Е.

А - Водная масса Красного моря распространяется между изопикнами 27.1-27.3 на глубинах 600-800 м. Её солёность изменяется от 36.3 до 34.9 ‰.

В - Водная масса Персидского залива, распространяется между изопикнами 26.4-26.8 на глубинах 200-400 м, её солёность 36.1-35.0 ‰.

С - Водная масса северной части Аравийского моря (Аравийская подповерхностная), распространяется между изопикнами 24.9-26.0 на глубинах 100-200 м, её солёность 36.5-35.0 ‰.

D - Аравийская водная масса, распространяется между изопикнами 23.8-25.0 на глубинах 30-100 м, её солёность 35.2-36.5 ‰.

Е - Поверхностная экваториальная водная масса. Формируется только в экваториальном регионе между 10° с.ш. – 10° ю.ш., распространяется в слое 0-110 м между изопикнами 23.0-23.5, солёность её 35.8-35.2 ‰, отличается от Аравийской водной массы (D) высокой температурой (около 28°C).

Кроме высокосолёных водных масс в северной структурной зоне формируются пресные поверхностная и промежуточная водные массы Бенгальского залива. Поверхностная Бенгальская формируется в северной части Бенгальского залива в результате перемешивания морских и речных вод, её солёность изменяется в пределах 20.0-34.2‰, температура – 28.0 - 30.0°C.

Промежуточная Бенгальская формируется в Бенгальском Антициклоническом Круговороте в результате перемешивания Бенгальской поверхностной и высокосолёных вод Индийского океана. Распространяется в глубину до 250-300 м. По Л.Д. Щербинину (Щербинин, 1976), её термогалинные характеристики изменяются в пределах: солёность - 32.4 - 34.2 ‰, температура 16-26°C. Однако по нашим наблюдениям, солёность этой водной массы несколько выше: 34.6-34.8 ‰ в восточной части океана и 34.8 -34.9 ‰ - в западной. В западную часть океана она распространяется в Северо-Восточном Муссонном Течении между изопикнами 23.7-26.4.

В южной структурной зоне Индийского океана циркуляция вод имеет характер, типичный для всех океанов в Южном полушарии, - субтропический антициклонический круговорот с Южным Пассатным Течением на его северной периферии. Так же, как и в других океанах, здесь имеется одна область формирования высокосолёной водной массы - центр антициклонического круговорота, где формируется Южная Субтропическая водная масса. По Л.Д. Щербинину (Щербинин, 1976), она может охватывать слой воды 0-300 м, её температура 18-24° С, солёность 35.2-35.8 ‰.

Вертикальная структура вод в южной структурной зоне также типична для южных областей всех океанов. Здесь выделяются: поверхностный минимум, подповерхностный максимум, промежуточный минимум, глубинный максимум и глубинный минимум солёности. Поверхностный минимум обусловлен адвекцией индонезийских вод в Южном Пассатном Течении, подповерхностный максимум - адвекцией субтропической водной массы, промежуточный минимум - Антарктической промежуточной, глубинный максимум формируется совместным влиянием Красноморской и Антарктической водных масс, глубинный минимум - глубинной Антарктической водной массой.

В вертикальном распределении температуры как в южной, так и в северной структурных зонах, выделяются поверхностный квазиоднородный слой, сезонный и главный термоклины. Температура воды является наиболее стабильной характеристикой и в экваториальной области Индийского океана. Объясняется это тем, что здесь нет очагов интенсивного охлаждения (кроме Сомалийского апвеллинга), а радиационный прогрев

сравнительно однороден. Поэтому особенности вертикального распределения температуры можно использовать для определения границ поверхностного и промежуточного слоев.

В настоящей работе поверхностным считается верхний слой океана до нижней границы поверхностного квазиизотермического слоя. При этом квазиизотермическим слоем является слой воды, в котором вертикальный градиент температуры менее $0.1^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$.

Подповерхностный слой располагается в пределах сезонного термоклина. Здесь вертикальный градиент температуры превышает $0.1^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$. В качестве нижней границы термоклина (и подповерхностного слоя) принята глубина, где этот градиент снова становится равным $0.1^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$.

Промежуточный слой совпадает с главным термоклином. Его критерием является вертикальный градиент температуры, изменяющийся от 0.1 до $0.01^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$.

Нижней границей слоя является глубина, на которой градиент становится равным или менее $0.01^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$.

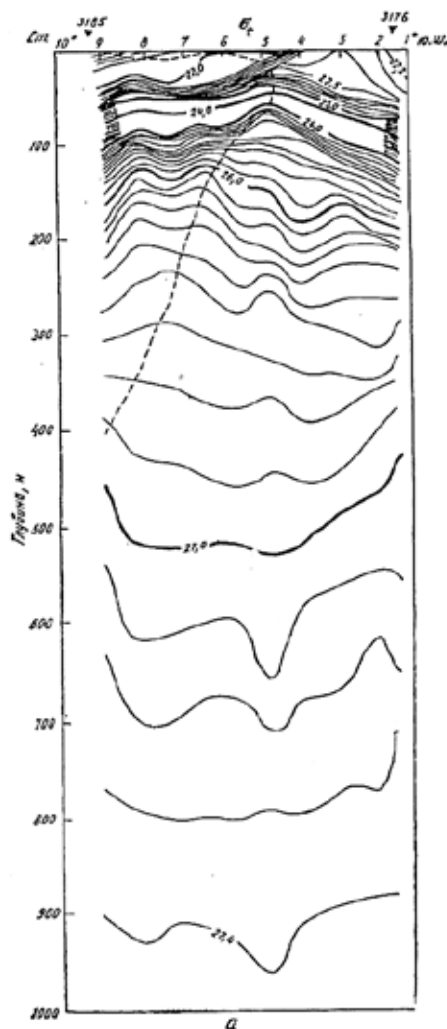
2.4. ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЮЖНОЙ СУБЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ

Гидрологические исследования в зоне Южной Субэкваториальной Дивергенции проходили в два этапа. На первом этапе был выполнен поисковый разрез, на котором определена северная граница дивергенции, на втором этапе сделана съемка полигона I.

Поисковый разрез. На поисковом разрезе выявлены гидрологические особенности, которые характеризуют пограничную область между северной и южной структурными зонами Индийского океана. Разрез был ориентирован с северо-запада на юго-восток и проходил, скорее всего, не по нормали к оси дивергенции, а вдоль нее. По этой причине общую ширину дивергенции определить не удалось. Вертикальная ось дивергенции имела значительный наклон на север: если на глубине 400 м наибольший подъем изопикн и изотерм наблюдался на 9° ю.ш. (рис. 18), то на глубинах 40-50 м - на 5° ю.ш.

В вертикальном распределении термогалинных характеристик в зоне дивергенции и за ее пределами имелись различия. В водах океана, севернее дивергенции, наблюдался значительный поверхностный слой толщиной до 40-50 м. Этот слой был, как правило, квазиоднороден по температуре (рис. 19, 20). Вертикальное распределение солёности в верхней части слоя было также квазиоднородным, но в нижней части слоя происходило повышение солёности в Экваториальной водной массе (максимум Е по Рошфору, 1966). Соответственно вертикальное распределение плотности было квазиоднородным в верхней части слоя, в нижней части слоя плотность начинала увеличиваться по мере повышения солёности. Подповерхностный слой имел толщину 50-100 м и располагался на глубинах от 40-50 до 100-150 м. В нем распространялась Аравийская водная масса, она проявлялась подповерхностным максимумом солёности (максимум D по Рошфору, 1966). Подповерхностный слой характеризуется также резким понижением температуры и повышением плотности с глубиной. Однако их изменения с глубиной происходили неравномерно. В слое Аравийской водной массы вертикальные градиенты этих характеристик уменьшались, а на верхней границе водной массы и на верхней границе её ядра резко увеличивались (соответственно первый и второй максимумы вертикального градиента плотности). В результате вертикальные распределения термогалинных характеристик в подповерхностном слое имели ступенчатый характер.

Промежуточный слой охватывал толщу океана от глубин 100 - 150 до 1000 - 1200 м. Вертикальное распределение термогалинных характеристик в нём обусловлено



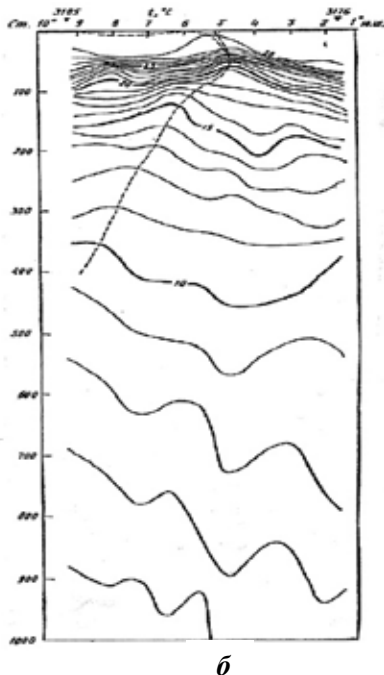
существует Экваториальная водная масса и соответственно не наблюдается максимум солёности на нижней границе слоя.

Подповерхностный слой в дивергенции также тоньше, чем в окружающих водах (50-80 м), его нижняя граница приподнята к поверхности и залегает на глубинах 60-100 м. Соответственно в 1.5-2 раза увеличиваются вертикальные градиенты температуры. В подповерхностном слое в дивергенции могут сохраняться отдельные ядра Аравийской водной массы (максимум D), её присутствие проявлялось подповерхностным максимумом солёности. В таком случае на глубине максимума формируются термическая и

взаимодействием трех высокосолёных и двух сравнительно распре- сненных водных масс. Высокосолёные: Аравийская (максимум С), Персидская (В), Красноморская (А); рас- пресненные: промежуточная Бен- гальского залива и Антарктическая промежуточная. При их взаимодей- ствии формируются ступенчатые, ин- трузионные и смешанные ступенча- то-интрузионные структуры вод. Од- нако в целом для промежуточного слоя характерны понижение темпе- ратуры и повышение плотности с глубиной. Вертикальное распреде- ление солёности было сложнее: ядра водных масс А, В, С выделялись ло- кальными максимумами солёности, ядра Бенгальской и Антарктической промежуточных - локальными ми- нимумами.

В дивергенции вертикальная структура вод имела свои особеннос- ти. Строение поверхностного слоя более сложное: на поверхности океа- на располагалась распресненная и сравнительно теплая вода индийских морей. Поэтому в верхней части по- верхностного слоя формируются по- верхностные термо-, гало- и пикнок- лины, их толщины - 10-15 м. Глубже сохраняется тонкий (15-20 м) квази- зотермический слой. Квазиизогалин- ный и квазиизопикнический слои еще тоньше (10-15 м) или размыва- ются вообще. Толщина поверхност- ного слоя в дивергенции значительно меньше (20-30 м), чем в окружа- ющих водах, на оси дивергенции она может уменьшаться до 0-10 м. Ещё одна особенность поверхностного слоя на оси дивергенции: здесь от-

плотностная ступеньки, а выше и ниже ядра происходит увеличение вертикальных градиентов температуры и плотности.

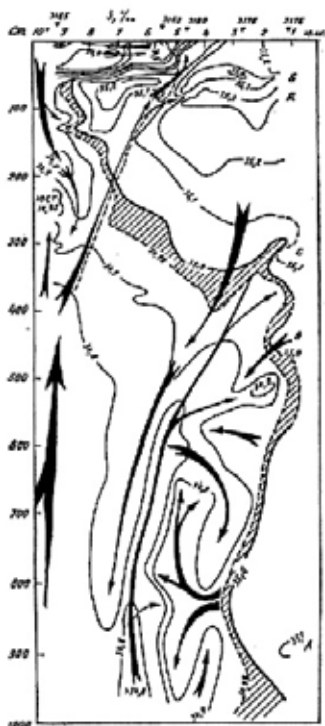


структурной зоны океана. Это Красноморская водная масса (максимум А), Персидская (В), Аравийская подповерхностная (С), Аравийская (D) и Экваториальная (Е). На глубинах 150-190 м располагалась распреснённая промежуточная вода Бенгальского залива. Т, S-диаграммы, характеризующие трансформацию этих водных масс на разрезе, приведены на рис. 20. Крайнее южное положение высокосолёных водных масс на разрезе можно проследить по изогалине 34.95 ‰. Эта изогалина располагалась квазивертикально и показывала положение солёностного фронта на северной границе дивергенции. На рис. 18, в фронт выделен штриховкой.

На юге разреза проявились признаки оси дивергенции. Помимо подъема изопикн и изотерм здесь наблюдался подъем изогалин 34.8-34.9‰ вследствие интенсивного подъема Антарктической промежуточной водной массы в подповерхностный слой океана. Ее восходящий поток являлся барьером и ограничивал распространение на юг высокосолёных вод северной зоны океана, а также проникновение на север Южной Субтропической водной массы - ее трансформированное ядро отмечено лишь на самой южной станции разреза (№ 3185) на глубинах 220-260 м. На оси дивергенции максимумы солёности А, В, С проявлялись крайне слабо. Исключение представляло ядро высокосолёной воды на глубинах 60-140 м к югу от оси дивергенции на 6-8° ю.ш. Это ядро соответствовало максимуму D (Аравийская водная масса). Максимум D распространялся в верхней части подповерхностного слоя, куда восходящий поток Антарктической водной массы не доходил. Восходящие движения в этой части слоя осуществлялись в Аравийской водной массе, что и позволило ей пересечь ось дивергенции. Однако её дальнейшее распространение к югу за пределы дивергенции было блокировано интенсивным нисходящим потоком распреснённых поверхностных вод на южной границе дивергенции.

Промежуточный слой в дивергенции сравнительно однороден по вертикали. Здесь преобладает Антарктическая промежуточная водная масса. Вертикальные распределения температуры и плотности монотонны, в распределении солёности выделяется промежуточный минимум на глубинах 500-900 м, соответствующий ядру Антарктической промежуточной водной массы. Эти характерные свойства промежуточного слоя лучше всего проявляются на оси дивергенции. На северной границе дивергенции взаимодействуют воды северной структурной зоны океана и Антарктическая промежуточная водная масса; на южной границе последняя водная масса взаимодействует с Южной Субтропической водной массой. Динамические процессы протекают очень активно, в результате образуются многочисленные интрузии, инверсионные слои, высокоградиентные солёностные и плотностные зоны.

Распределение водных масс на разрезе было следующим. В северной части разреза наблюдались высокосолёные водные массы, характерные для северной



6

Рис. 18. Поисковый разрез. Распределение условной плотности (а), температуры (б) и солёности (в). Пунктир – вертикальная ось дивергенции, стрелки – вероятные направления вертикальных движений, штриховка – северный фронт дивергенции

тической промежуточной водной массы в подповерхностный слой вдоль оси дивергенции. В поверхностном слое на оси дивергенции распространение высокосоленых вод на юг блокируется индонезийскими водами. На южной границе оси дивергенции мощным блокирующим фактором является нисходящий поток поверхностных и подповерхностных вод в промежуточный слой океана.

Таким образом, Южная Субэкваториальная Дивергенция действительно является разделом между структурными зонами Индийского океана, в которой осуществляется двойная блокировка водообмена между зонами. Механизмом блокировки являются интенсивные вертикальные движения: восходящие на оси дивергенции и нисходящие на её южной границе.

Экваториальная водная масса (максимум Е) распространялась в поверхностном слое и являлась трассером Экваториального Противотечения. Её распространение к югу было блокировано на оси дивергенции слоем распресненных поверхностных вод из индонезийских морей (индонезийские воды приходят в западную часть океана в Южном Пассатном Течении, они же являются его трассером в поверхностном слое).

В зоне контакта Экваториальной водной массы и индонезийских вод формируется высокоградиентный соленостно-плотностной фронт. Именно этот фронт является признаком оси дивергенции на поверхности океана. На поисковом разрезе он выявлен на 4-5° ю.ш. Основываясь на этом признаке оси дивергенции, положение полигона I выбрали между 4-7° ю.ш.

Подводя краткий итог результатам исследования на поисковом разрезе, можно отметить, что благодаря его выполнению удалось определить широтное положение оси дивергенции в поверхностном слое океана. Удалось также уточнить структуру вод в дивергенции и выделить факторы, блокирующие горизонтальный водообмен между северной и южной структурными зонами Индийского океана. Основным блокирующим фактором является интенсивный подъём Антарктической водной массы.

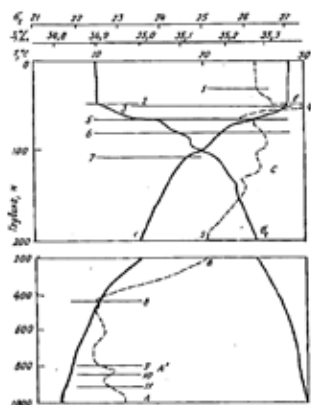


Рис. 19. Поисковый разрез. Вертикальное распределение температуры (t), солёности (S) и условной плотности (σ) на ст. 3178; 1,2,3 - нижние границы поверхностных квазигомогенных слоев по солёности, плотности и температуре соответственно; 4 - максимум солёности Е; 5,6 - максимум и второй по величине максимум вертикального градиента плотности; 7 - нижняя граница сезонного термоклина; 8,9 - верхняя и нижняя граница ядра Антарктической промежуточной водной массы; 10 - интрузия промежуточной Красноморской водной массы; 11 - интрузия Антарктической промежуточной водной массы, верхняя граница промежуточной Красноморской водной массы. Другие обозначения см. на рис. 20.

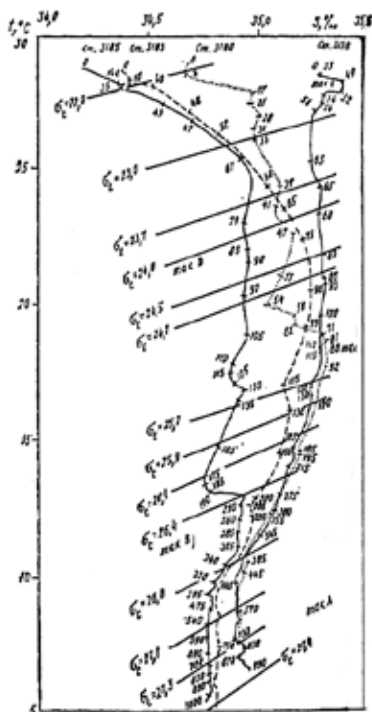


Рис. 20. Поисковый разрез. T, S - диаграммы гидрологических ст. 3178, 3180, 3183, 3185. Максимумы А, В, С, D, Е указывают ядра водных масс по Рошфору (Rochford, 1966), σ - 22.0-24.4 - изопикны

Полигон I. Гидрологическая структура вод на полигоне I определялась сложным взаимодействием Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения. Граница между течениями проходила по оси Южной Субэкваториальной Дивергенции.

Южное Пассатное Течение в поверхностном слое океана на полигоне I проходило южнее $5^{\circ}30'$ ю.ш. Его стержень выделялся на $6^{\circ}30' - 7^{\circ}00'$ ю.ш. Течение интенсивно меандрировало, длина меандров составляла 60-90 миль.

В северо-восточной части полигона выделялась ещё одна струя северо-западного направления, воды которой имели термогалинные характеристики Южного Пассатного Течения. Возможно, эта струя отделилась от основного потока в результате его меандрирования за пределами полигона.

В поверхностном слое океана Южное Пассатное Течение переносит с востока на запад распреснённые воды индонезийских морей. Поэтому вдоль его потока выделяется полоса распреснённых вод с солёностью менее 34.6 ‰ (рис. 21, а). Кроме того, эти воды отличаются от вод Экваториального Противотечения более высокой температурой, в западной части океана они прогреваются до $29.0-30.0^{\circ}\text{C}$ (рис. 21, б). Низкая солёность и высокая температура обуславливают уменьшение плотности поверхностного слоя,

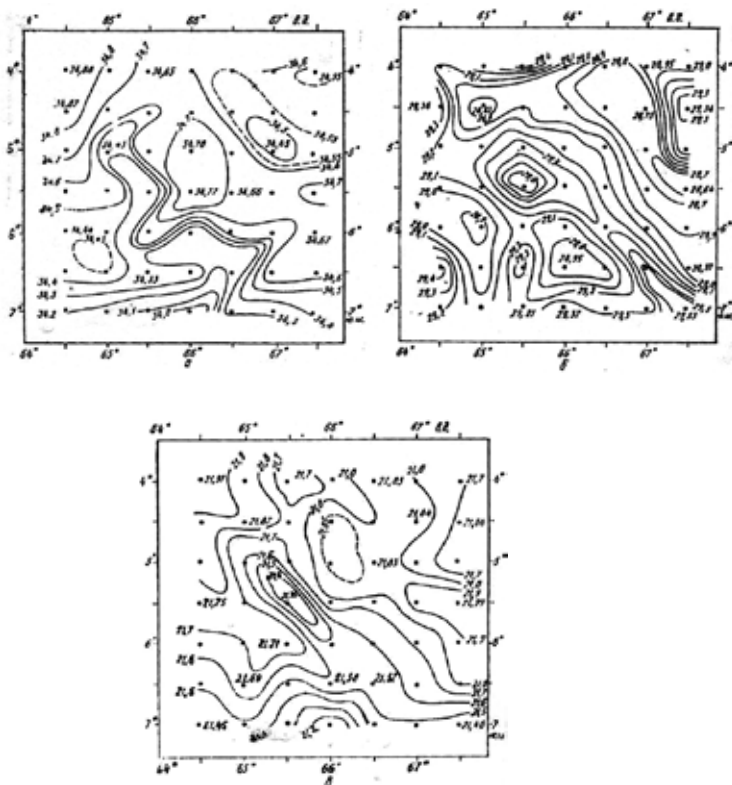


Рис. 21. **Полигон I.** Горизонт 0 м: а – солёность (‰), б – температура (°C), в – плотность (у.е.)

поэтому Южное Пассатное Течение выделяется также по полосе вод с минимальной плотностью ($\sigma_t=21.1-21.7$ ед. усл. плотности) (рис. 21, в).

В подповерхностном и промежуточном слоях, в зоне Южного Пассатного Течения, преобладают воды южной структурной зоны Индийского океана. Здесь наблюдается один подповерхностный максимум солёности (около 35.2 ‰) в Южной Субтропической водной массе на глубинах 70-200 м. Глубже солёность понижается до 34.7 ‰ на глубинах 500-800 м в ядре Антарктической промежуточной водной массы. Перечисленные выше признаки вод наблюдались к югу от 5°30' ю.ш. как в поверхностном, так и в нижележащих слоях, что и позволяет идентифицировать поток вод западного направления, проходящий южнее дивергенции, как Южное Пассатное Течение. В то же время в струе, проходящей на северо-запад в северо-восточной части полигона, характеристики вод Южного Пассатного Течения выделялись только в поверхностном слое, глубже структура вод была типичной для северной структурной зоны. Кроме того, и по динамической топографии на горизонте 100 м течение здесь поворачивает к югу. Следовательно, струя Южного Пассатного Течения в этой части полигона была поверхностной и не распространялась глубже 50 м.

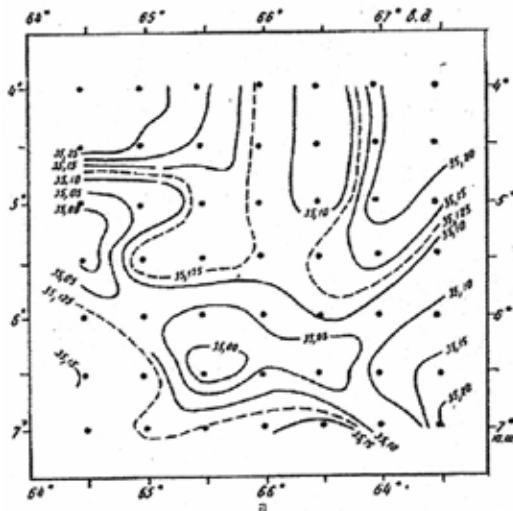


Рис. 22. **Полигон I.** Глубина (м) залегания нижней границы термоклина

В результате меандрирования противотечение разделялось на отдельные струи и теряло интенсивность. В восточной части полигона его расход был в 2.4 раза меньше, чем в западной части.

Термогалинные характеристики вод Экваториального Противотечения имеют некоторые отличия от вод других течений Индийского океана. Это противотечение несёт воды западной части океана, где отсутствуют источники пресных вод. Поэтому максимумы солёности в нем выражены отчетливее, чем в других течениях экваториальной области океана. На поверхности океана в Экваториальном Противотечении солёность вод превышает 34.7 ‰ (рис. 21, а), в нижней части поверхностного слоя только в противотечении выделяется максимум солёности (35.2-35.8 ‰) в Экваториальной водной массе (Е).

Есть отличия и в температурном поле. В западной части океана воды Экваториального Противотечения подвергались влиянию Сомалийского апвеллинга, поэтому они несколько холоднее, чем окружающие воды. На поверхности океана температура воды в противотечении изменялась от 28.6 до 29.0° С, в окружающих водах - от 29.0 до 30.0° С. На некоторых участках полигона разница температур между соседними станциями достигала 1.0°С, поэтому вдоль границ противотечения формировались температурные фронты.

В подповерхностном слое, в антициклоническом меандре Экваториального Противотечения преобладали нисходящие движения, что проявлялось в заглублении изотерм и изогалии, поэтому на горизонтах 50 и 100 м данному меандру соответствовала полоса наиболее теплых вод. В поле солёности антициклоническому меандру соответствовали: на горизонте 50 м - полоса распреснённых вод с солёностью менее 35.0‰, на горизонте 100 м - полоса наиболее солёных вод (35.1-35.2 ‰). В циклоническом меандре Экваториального Противотечения, наоборот, в поле температуры на глубинах 50 и 100 м выделялись пятна холодных вод, в поле солёности на 50 м этому меандру соответствовало пятно солёной воды, на 100 м - пятно менее солёной воды.

Экваториальное Противотечение на полигоне I проходило севернее 5°30' ю.ш. и прослеживалось во всем 1000-метровом слое океана. Его поток интенсивно меандрировал и участвовал в формировании мезомасштабных круговоротов диаметром 60-150 миль. Наиболее крупный антициклонический круговорот располагался в северо-западной части полигона. В слое 0-500 м на полигоне выделялась его восточная периферия в виде узкого гребня вдоль 5° ю.ш. Глубже 500 м (рис. 25, в) проявился и центр антициклонического круговорота на 4°30' ю.ш., 65°00' в.д. В северной части полигона в Экваториальном Противотечении формировался циклонический меандр, по оси которого проходит локальная дивергенция.

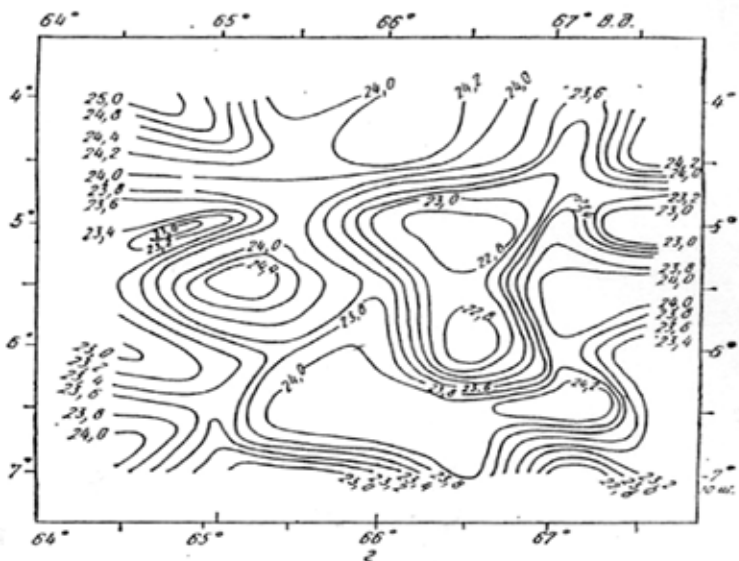
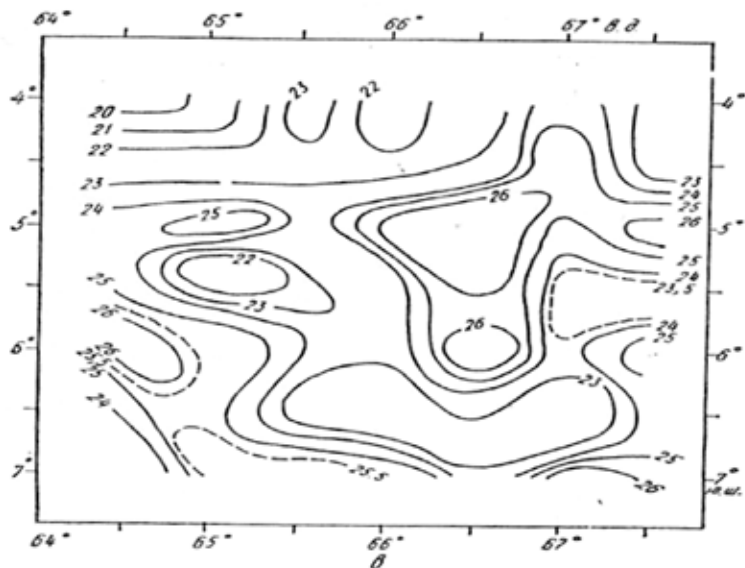


Рис. 23. **Полигон I.** Горизонт 50 м: а – динамическая топография (70 000 + величина на карте) в динамических миллиметрах, относительно поверхности 1000 дб.; б – солёность (‰), в – температура (°C), г – плотность (у.е.)

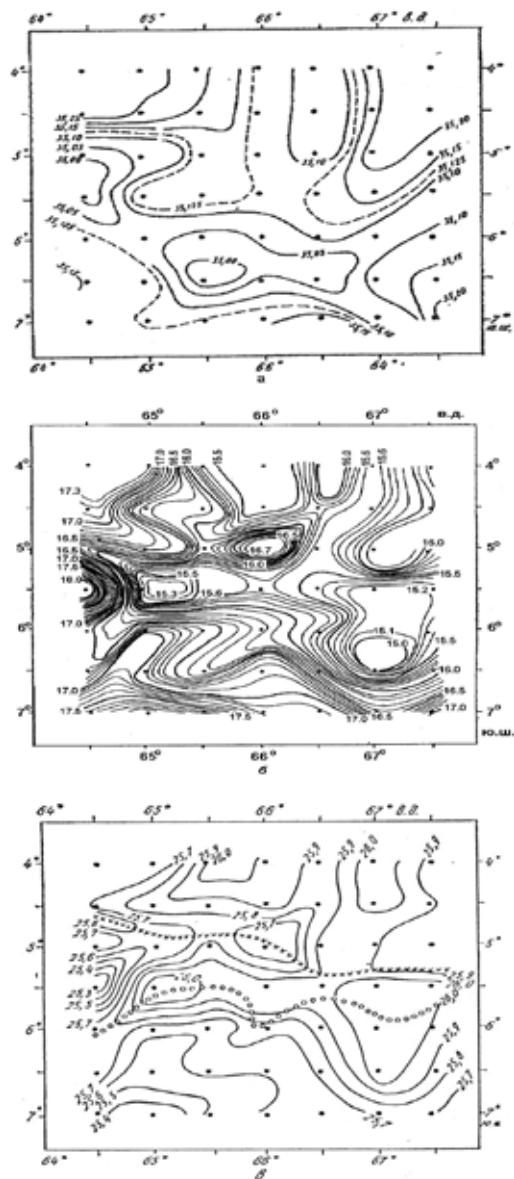


Рис. 24. **Полигон I.** Горизонт
100 м:
а – солёность (‰),
б – температура (°C),
в – плотность (г.с.)

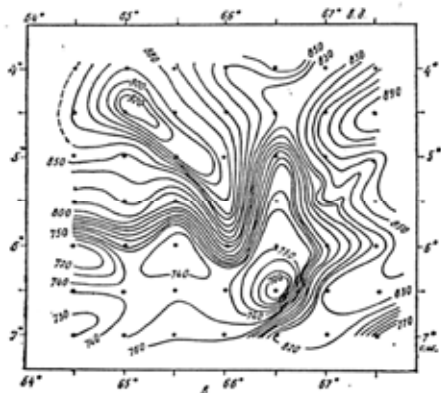


Рис. 25. **Полигон I.** Глубина (м) залегания изотерм, 7° С

зонтов 50-60 м и действительно представлял собой барьер между высокосолёными водами северной и южной структурных вон Индийского океана. В целом, восходящий поток вод достигал поверхности океана, но в подповерхностном и поверхностном слоях в восходящих движениях участвовала высокосолёная Аравийская (D) водная масса, подпираемая снизу Антарктической промежуточной водой. Поэтому на поверхности океана вдоль оси дивергенции и к северу от неё наблюдалось небольшое повышение солёности, обусловленное двумя факторами: на оси - подъемом подповерхностных вод, к северу от оси - адвекцией вод в Экваториальном Противотечении. Но к югу от оси располагались поверхностные воды Южного Пассатного Течения, соответственно вдоль оси дивергенции формировался солёностный фронт.

Распределение температуры воды на поверхности океана в целом соответствует динамической топографии: вдоль дивергенции выделяются языки теплых вод, распространявшиеся в Южном Пассатном Течении. Эти языки ограничены термическими фронтами. Солёностный фронт занимал среднее положение между термическими фронтами. Объясняется это, по-видимому, тем, что в поверхностном слое на оси дивергенции часть теплых вод Южного Пассатного Течения увлекается Экваториальным Противотечением. Но солёность этих вод на оси дивергенции повышается вследствие подъема подповерхностных водных масс, а температура существенно не изменяется, так как поверхностный квазиизотермический слой здесь в 2-10 раз толще квазиизогалинного.

Квазиизотермический слой в зоне дивергенции имел толщину 21-35 м, на оси дивергенции наблюдалась минимальная толщина слоя (21-30 м). Наиболее толстый квазиизотермический слой (38-50 м) располагался в локальной конвергенции на 5° ю.ш.

Глубина залегания максимального вертикального градиента плотности показана на рис. 22. В дивергенции максимальный вертикальный градиент плотности наблюдался на глубинах 33-45 м, в конвергенции - на 50-60 м. Максимальное обострение градиента отмечается чаще всего на верхней границе Аравийской водной массы (D), поэтому рис. 22 характеризует глубину залегания этой границы.

Второй по величине вертикальный градиент плотности наблюдался на верхней границе ядра этой же водной массы. В дивергенции ядро было приподнято к поверхности

За счёт прогибов изоповерхностей термогалинных характеристик в подповерхностном слое между антициклоническим и циклоническим меандрами формировались высокоградиентные зоны, в которых могли формироваться благоприятные условия для развития живых организмов.

Южная Субэкваториальная Дивергенция в период съемки занимала свое крайнее северное положение. В пределах полигона она представляла собой зонально ориентированную циклоническую ложбину в широтном поясе от 5°20' до 7°00' ю.ш. Горизонтальная ось дивергенции проходила между 5°30' и 6°30' ю.ш. Вдоль вертикальной оси дивергенции наблюдался подъем Антарктической водной промежуточной массы (рис. 27). Ее восходящий поток доходил до горизон

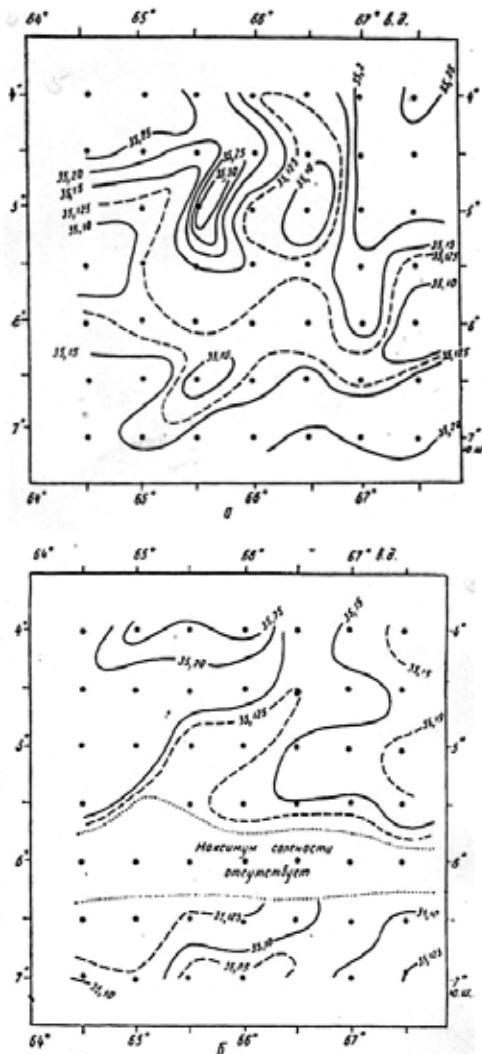


Рис. 26. **Полигон I.** Распределение солёности (‰) в ядрах водной массы:
 а – Аравийской (D), б – Аравийской подповерхностной (C)

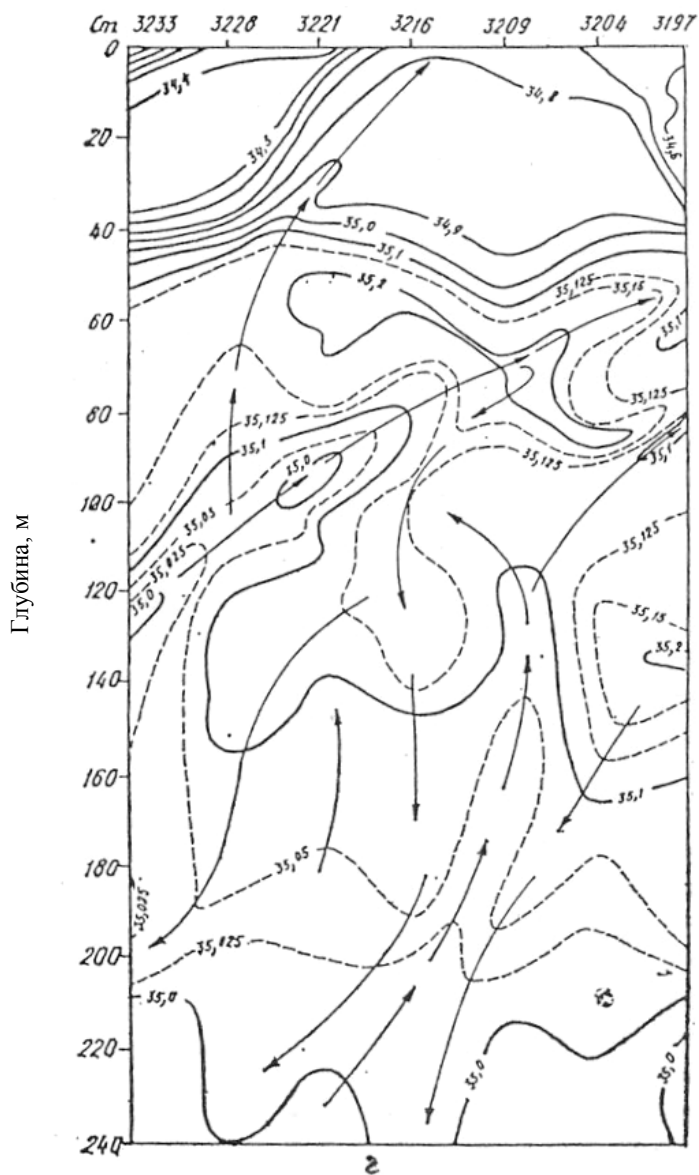
Аравийская водная масса (максимум C), её ядро выделялось на глубинах 120 - 140 м, солёность в ядре, как показано на рис. 24 а, изменялась от 35.15 до 35.28 ‰. Этот рисунок иллюстрирует функцию Южной Субэкваториальной Дивергенции

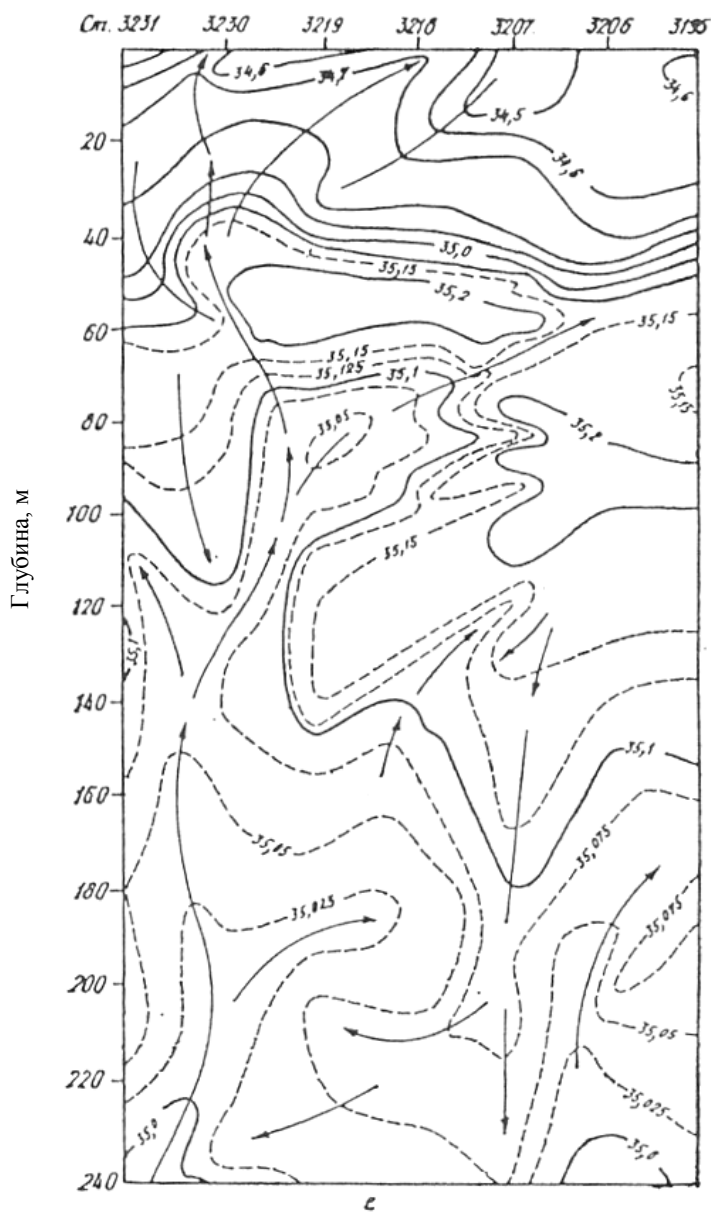
океана (глубины 50-60 м), в антициклоническом меандре Экваториального Противотечения и локальной конвергенции ядро заглублялось до 70-115 м. Соответственно в распределении солёности на горизонте 50 м дивергенции выделялась полосой наиболее солёных вод, конвергенция - полосой сравнительно распреснённых вод. На 100 м картина другая: в дивергенции - полоса распреснённых вод, в конвергенции - более солёных.

Распределение солёности в ядре Аравийской водной массы (D) представлено на рис. 26, а. Её основной поток входил на полигон с северо-запада в Экваториальном Противотечении. Максимальная солёность в ядре достигала 35.347‰. В зоне дивергенции ядро подвергалось интенсивной трансформации, солёность в нем уменьшалась до 35.05-36.10 ‰. Часть вод этой водной массы пересекала ось дивергенции, к югу от оси солёность вновь повышалась до 35.15-35.20 ‰.

Глубина залегания нижней границы термоклина изменялась от 45 м на северо-западе до 125 м на юге полигона (рис. 22). В целом, изменение ее глубины отражает общую тенденцию заглубления термоклина при движении к югу от экватора к субтропическим широтам, характерную для всех океанов. Однако на фоне этой глобальной тенденции выявляются возмущения, связанные с Южной Субэкваториальной Дивергенцией и локальной конвергенцией на 5° ю.ш. В зоне дивергенции наблюдается поднятие нижней границы термоклина, в зоне конвергенции - заглубление.

В промежуточном слое на глубинах 100-200 м распространялась





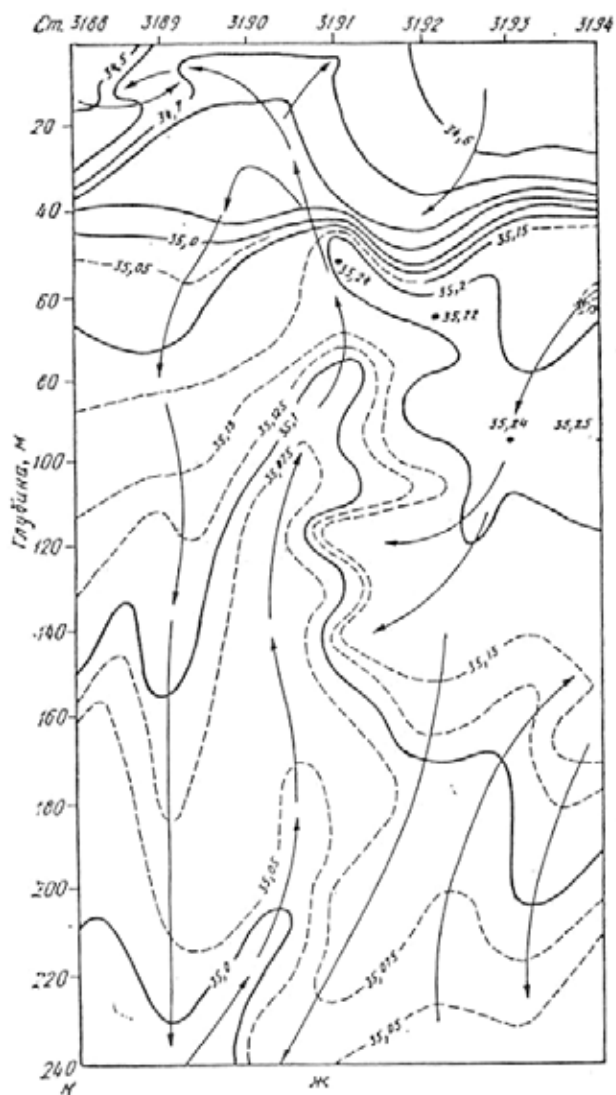


Рис. 27. **Полигон I.** Распределение солёности (‰) на гидрологических разрезах: *а* – ст. 3236 – 3200; *б* – ст. 3235-3199; *в* – ст. 3234-3198; *г* – ст. 3233-3297; *д* – ст. 3232-3196; *е* – ст. 3231-3195; *ж* – 3188-3194. Стрелками указаны вероятные направления вертикальных движений

как разделителя структурных зон Индийского океана. Ядро Аравийской водной массы (С) выделялось только севернее дивергенции. В зоне дивергенции максимум С отсутствовал или проявлялся крайне слабо. К югу от дивергенции вновь наблюдалось небольшое повышение солёности (до 35.125 ‰), но это повышение было обусловлено не Аравийской водной массой, а Южной Субтропической.

Динамику вод в промежуточном слое полигона косвенно характеризует рис. 25. Здесь так же, как и в вышележащих слоях, выделялась обширная циклоническая ложбина, сформированная Южным Пассатным Течением и Экваториальным Противотечением. Однако поток Южного Пассатного Течения в этом слое был, по-видимому, неустойчивым, интенсивно меандрировал и с глубиной ослабевал. Экваториальное Противотечение в пределах полигона разворачивалось к северу. В результате ось дивергенции в верхней части промежуточного слоя (150–400 м) раздваивалась, циклоническая ложбина на этих глубинах занимала обширное пространство от 4 до 7° ю.ш.

В нижней части промежуточного слоя на глубинах 800–1000 м зональная ориентация оси дивергенции сохранялась только до 66°30' в.д., восточнее она поворачивала на север и выходила за пределы полигона на 4° ю.ш., 67° в.д.

Экваториальное Противотечение в нижней части промежуточного слоя вновь усиливалось и формировало антициклонический меандр. Поток южного течения, проходящего по восточной периферии циклонической ложбины, трудно было отождествить с Южным Пассатным Течением, так как на глубинах 700–900 м в нём распространялась Красноморская водная масса.

2.5. ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

В северо-восточной части Индийского океана динамическая и термогалинная структуры вод являются очень сложными. В течение всего года в Бенгальском заливе преобладает антициклоническая циркуляция вод. В эту циркуляцию вовлекаются как распреснённые поверхностные воды Бенгальского залива, так и высокосолёные подповерхностные и промежуточные воды северной структурной зоны океана. В антициклоническом круговороте происходит опускание поверхностных вод, их расслоение и перемешивание с более солёными водами. Здесь формируется промежуточная водная масса Бенгальского залива, проникающая в глубину до 300 м. Однако в пределах Бенгальского залива эта водная масса не является однородной, полное перемешивание поверхностных и высокосолёных вод, очевидно, не осуществляется. Поэтому структура вод характеризуется многочисленными интрузиями с инверсиями по температуре и солёности.

Северо-Восточное Муссонное Течение формируется на восточной периферии Бенгальского Антициклонического Круговорота. Из Бенгальского залива оно выносит как поверхностную распреснённую (<32.0 ‰), так и промежуточную Бенгальскую водные массы. Вертикальная структура вод еще больше осложняется в южной части Бенгальского залива, где Северо-Восточное Муссонное Течение взаимодействует с Экваториальным Противотечением. В зоне их взаимодействия формируется Северная Субэкваториальная Дивергенция, представляющая собой систему мезомасштабных циклонических круговоротов. С Экваториальным Противотечением в восточную часть океана поступают высокосолёные водные массы: Экваториальная (максимум Е по Рошфору, 1966), Аравийская (максимум С) и Персидская (В). Они вовлекаются в восходящий поток на оси дивергенции и натекают на распреснённую промежуточную водную массу Бенгальского залива. В результате переслоённость еще более усиливается. Переслоён-

ность достигает такой степени, что в некоторых случаях бывает невозможно разделить поверхностный квазиоднородный слой и сезонный термоклин. В том и другом случае наблюдается чередование квазиоднородных прослоек локальных термо-, гало- и пикноклинов между ними (ст. 3254-3258). Этот регион, несомненно, является одним из наиболее благоприятных для изучения процессов формирования тонкой структуры океана и может быть рекомендован для проведения её исследований.

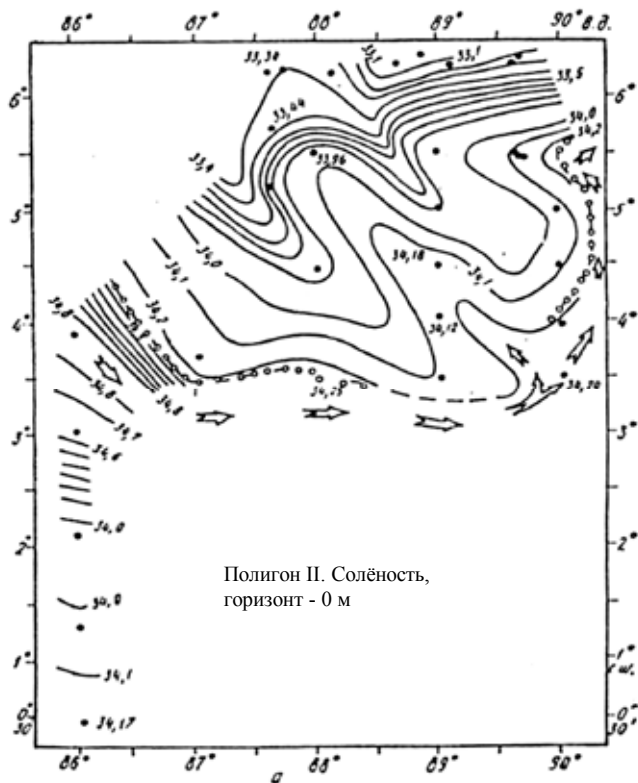


Рис. 28 а

Полигон II. На полигоне II взаимодействовали Северо-Восточное Муссонное Течение и Экваториальное Противотечение. В области их взаимодействия образовался циклонический круговорот с центром на $4^{\circ}30'$ с.ш., $90^{\circ}00'$ в.д., являвшийся одним из круговоротов Северной Экваториальной Дивергенции. Круговорот хорошо выявлялся в полях температуры и плотности на поверхности океана (рис. 28, б, в). В поле температуры обнаруживалось пятно сравнительно холодных вод ($28.99-29.4^{\circ}\text{C}$), в поле плотности - пятно вод с повышенными значениями плотности ($21.30-21.43$ усл. ед.). Центры пятен располагались на $4^{\circ}00'$ с.ш., $89^{\circ}00'$ в.д. и отстояли от центра циклонического круговорота, определенного по динамической топографии, на 70 миль к юго-западу.

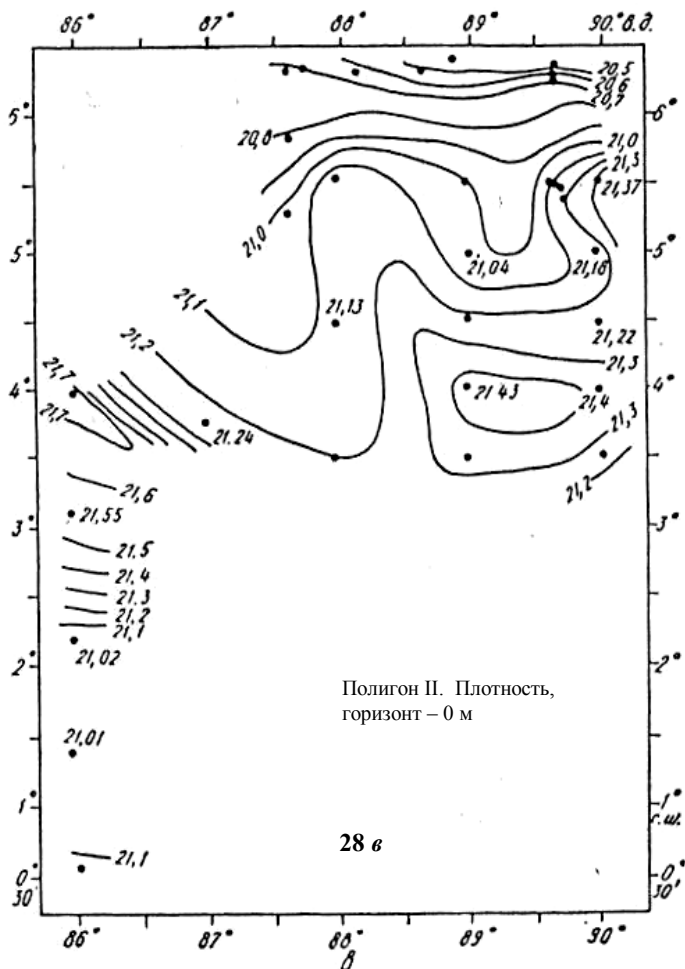
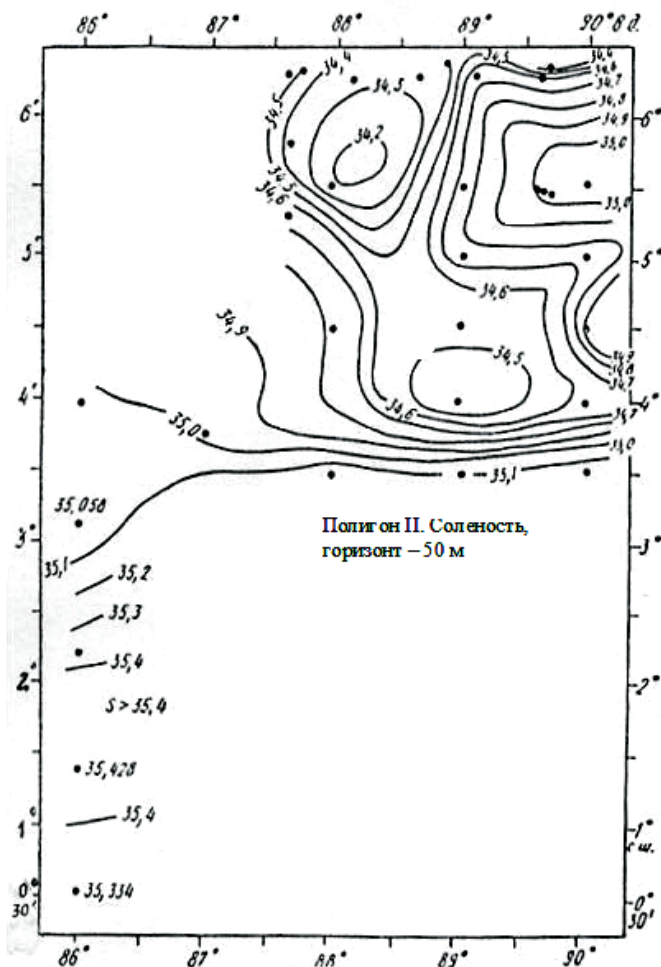
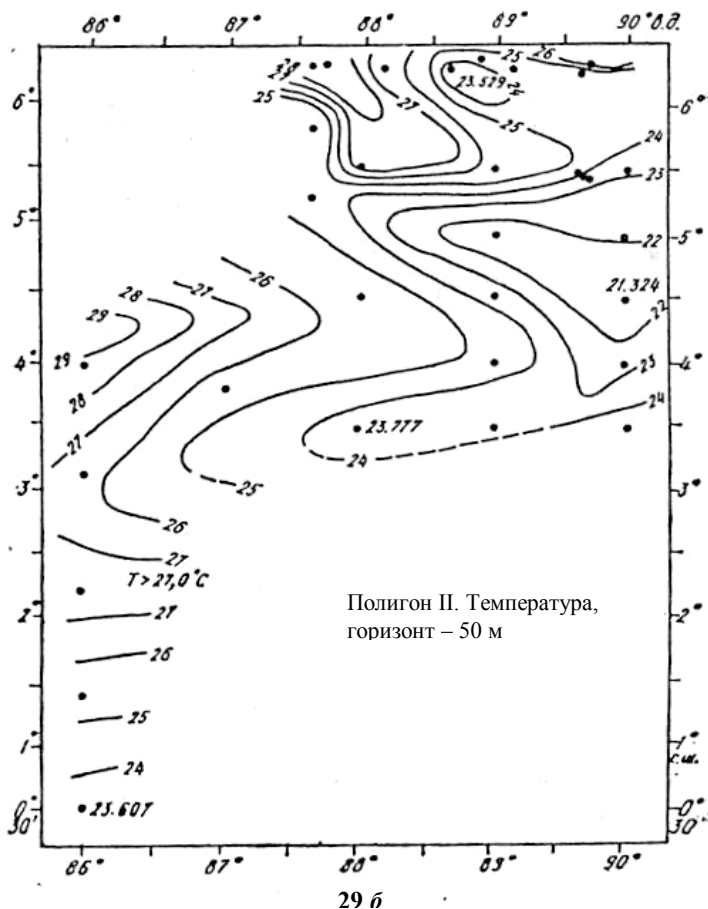


Рис. 28. **Полигон II.** Горизонт 0 м:
 а – солёность (‰), б – температура (°C),
 в – плотность (у.е.)

В качестве южной границы течения на поверхности океана принято положение изогалины 34.20 ‰, так как именно это значение является верхним пределом солёности поверхностной водной массы Бенгальского залива (Щербинин, 1976). Правомомерность выбора данного критерия границы течения подтверждается также тем, что положение изогалины 34.20 ‰ в общем совпадает с осью дивергенции, определенной как по динамической топографии, так и по распределению термогалинных характеристик в нижележащих слоях.



Экваториальное Противотечение на поверхности океана выделялось более солёными водами (34.20-34.82 ‰). Более или менее надёжно его струя определена только в юго-западной части полигона в районе ст. 3248 и 3249. Здесь она проходила в юго-восточном направлении, вдоль термогалинного фронта на 3-4° с.ш. В восточной части полигона наблюдалась область вод с солёностью более 34.20 ‰. Можно лишь предположить, что эти воды проникли сюда с Экваториальным Противотечением, которое представляло южную периферию циклонического круговорота и достигало 5°30' с.ш.

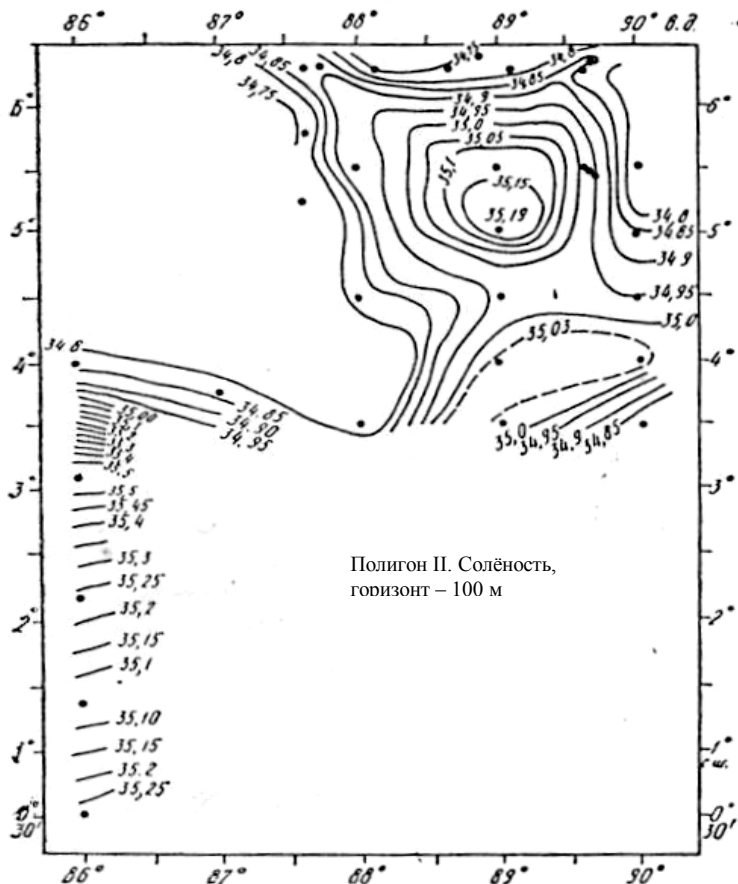


В подповерхностном и промежуточном слоях океана динамическая структура вод сохраняла все свои основные черты, выделенные в поверхностном слое (рис.29-32). Здесь также наблюдались: южная периферия Бенгальского Антициклонического Круговорота в северной и западной частях полигона; циклонический круговорот в восточной части и циклоническая ложбина в южной части полигона. Циклонический круговорот и циклоническая ложбина входили в систему мезомасштабных вихревых образований Северной Субэкваториальной Дивергенции, поэтому вдоль их осей была проведена основная ось дивергенции. Кроме того, на $4^{\circ}30' - 5^{\circ}30'$ с.ш. выделялась ещё одна циклоническая ложбина, сформированная, по-видимому, в результате меандрирования и разделения струи Северо-Восточного Муссонного Течения. Его основной поток и стержень распространялись по антициклонической траектории на запад и северо-запад, но часть вод течения постепенно отклонялась к югу и вовлекалась в циклоническую циркуляцию Северной Субэкваториальной Дивергенции.

Толщина поверхностного квазиизотермического слоя косвенно подтверждает достоверность динамической топографии. В области антициклонического круговорота его толщина достигала 60 м, в циклоническом уменьшалась до 9-20 м.

Глубины залегания максимального вертикального градиента плотности в целом согласуются с распределением толщины поверхностного квазиизотермического слоя. Однако имеются и различия, связанные со структурными особенностями водных масс в Северо-Восточном Муссонном Течении и Экваториальном Противотечении.

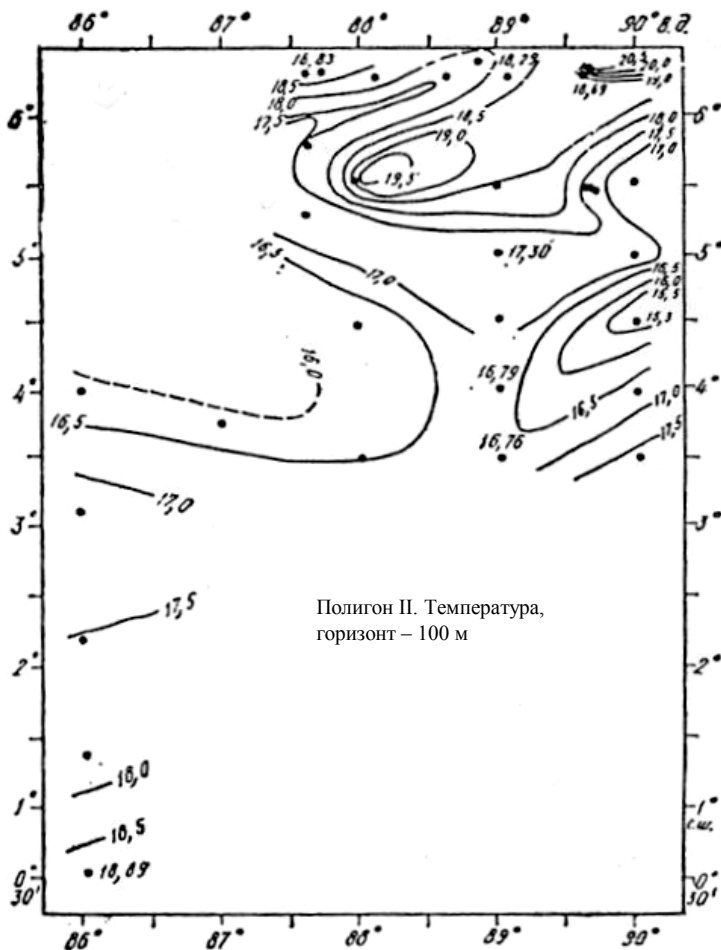
В Северо-Восточном Муссонном Течении обострение градиента плотности обусловлено вертикальным распределением температуры. Он обостряется на границе между теплыми поверхностными и сравнительно холодными подповерхностными



30 а

водами. Вертикальный градиент температуры на этой границе $1.0^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$. Соответственно максимальное обострение вертикального градиента плотности приурочено к верхней части термоклина, разность глубин между нижней границей квазиизотермического слоя и поверхностью максимального вертикального градиента плотности была небольшой - около 10 м.

В Экваториальном Противотечении обострение вертикального градиента плотности определяется вертикальным распределением солёности (рис. 33) и приурочено к верхней границе Аравийской водной массы (С). Разность глубин между нижней границей квазиизотермического слоя и поверхностного максимального градиента здесь может превышать 30 м. Таким образом, анализ пространственного распределения этой поверхности может дать дополнительную информацию о течениях и границе между ними,



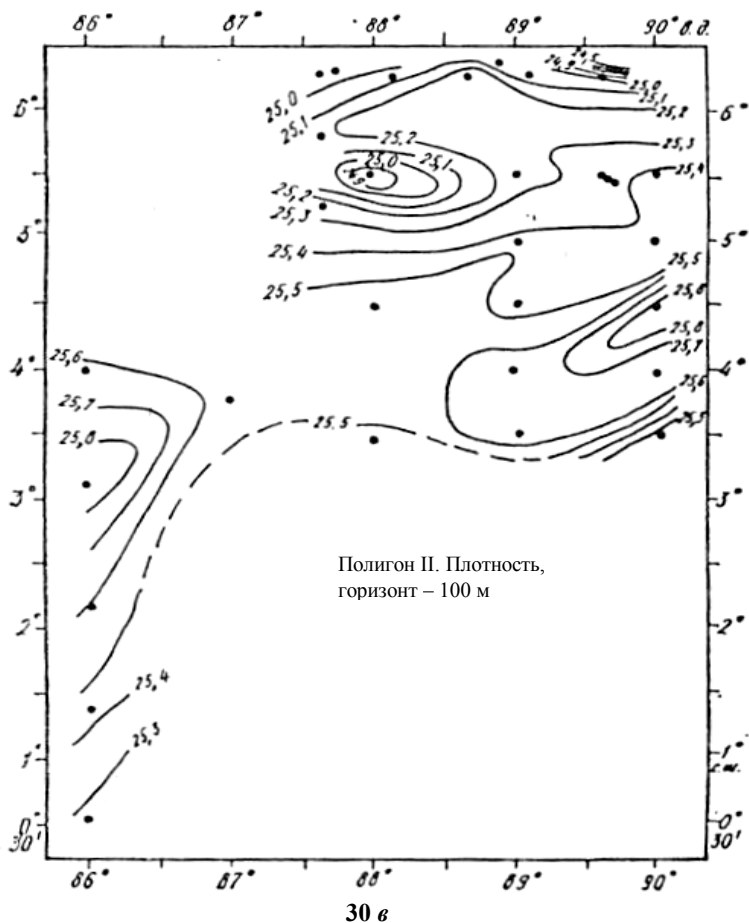


Рис. 30. Полигон II. Горизонт 100 м:
 а – солёность (‰), б – температура (°C), в – плотность (у.е.)

а, следовательно, и о положении Северной Субэкваториальной Дивергенции. Наибольший перепад глубин залегания максимального градиента плотности наблюдался на 4° ю.ш.; он практически совпадал с осью дивергенции, проведенной по данным динамической топографии на горизонте 50 м.

Распределение термогалинных характеристик на горизонте 50 м показало, что на этом горизонте в Экваториальном Противотечении распространяются воды с солёностью более 35.00 ‰ (рис. 29, а, б). В Северо-Восточном Муссоном Течении солёность водной массы Бенгальского залива не превышает 34.7 ‰. Судя по распределению солёности на горизонте 50 м, язык вод с солёностью менее 34.7 ‰ активно вовлекался в циклонический круговорот и распространялся на юго-восток по его западной периферии до 4° ю.ш. Высокосолёные воды наблюдались на южной периферии циклонической лож-

бины, южнее 4° с.ш. В районе около 90° в.д. они вовлекались в циклонический круговорот и поворачивали на север, проходя по восточной периферии круговорота до $5^{\circ}30'-6^{\circ}00'$ с.ш. Граница между распреснёнными и солёными водами выделялась солёностным фронтом, его положение совпадало с осью дивергенции.

Распределение температуры воды на горизонте 50 м (рис. 29, б) характеризует вертикальные движения на полигоне. В антициклонических меандрах течения наблюдались пятна теплых вод ($26.0-29.0^{\circ}\text{C}$), в циклоническом круговороте и ложбине - пятна холодных вод ($21.0-24.0^{\circ}\text{C}$).

Распределение условной плотности на горизонте 50 м (рис. 29, в) отражает сложную динамическую структуру вод на полигоне и, пожалуй, позволяет уточнить схему циркуляции. Если считать, что стержни течений совпадают с плотностными фронтами, то видно, как поток Северо-Восточного Муссонного Течения входил на полигон в его северо-восточной части. В пределах полигона он интенсивно меандрировал, длина меандров около 120 миль. Видно также, что антициклонический круговорот северо-восточной части полигона сформировался в меандре этого течения и являлся всего лишь одним из мезомасштабных круговоротов, входящих в систему крупномасштабного Антициклонического Круговорота Бенгальского залива. Воды Северо-Восточного Муссонного Течения проникали и в циклонический круговорот Северной Субэкваториальной Дивергенции вплоть до его центра. На горизонте 100 м и на нижней границе термоклина (рис. 29, 31) распределения термогалинных характеристик в основном соответствуют динамической топографии, однако в поле солёности есть одна особенность. В районе

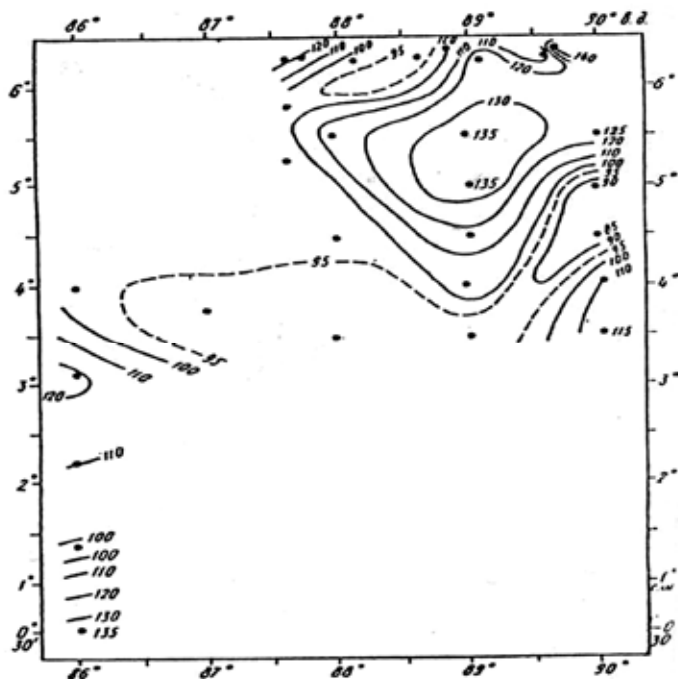
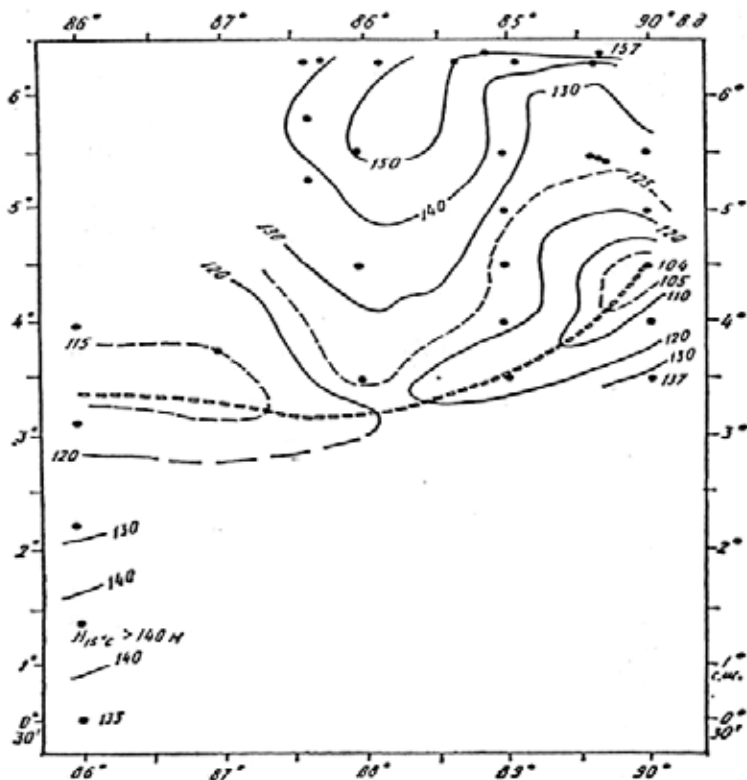


Рис. 31. Полигон II. Глубина (м) залегания нижней границы термоклина



32 а

ст. 3254-3255 выделяется линза высокосолёных вод. Судя по динамической топографии и распределению плотности, здесь проходила струя Северо-Восточного Муссонного Течения. Скорее всего, эта линза была захвачена течением на северо-восточной периферии циклонического круговорота и увлечена им на юго-запад.

Резкий солёностный фронт выделялся между ст. 3248 и 3249. Он сформировался на северной границе Экваториального Противотечения в результате контакта высокосолёных вод северной структурной зоны Индийского океана с промежуточной водной массой Бенгальского залива.

Глубина залегания нижней границы термоклина изменялась под воздействием вертикальных движений. В антициклоническом меандре нижняя граница термоклина располагалась на глубинах 130-135 м, в циклоническом круговороте она поднималась до глубин 85-90 м. На этом рисунке также четко выделяются циклоническая ложбина и ее ось на 3°30'–4°00' с.ш.

В промежуточном слое характер циркуляции существенно не изменялся, однако циклонический круговорот увеличивался в размерах и на глубинах 800-900 м занимал практически всю восточную половину полигона. В западной части полигона выделялись периферия крупномасштабного антициклонического круговорота (рис. 32).

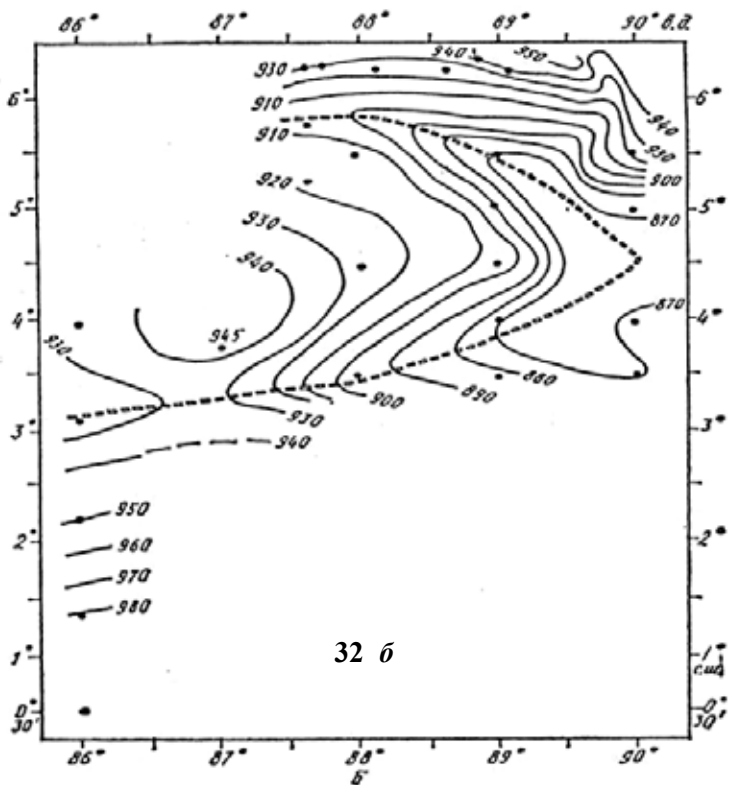


Рис. 32. **Полигон II.** Глубина (м) залегания изотерм: *а* – 15° С; *б* – 7° С

Вертикальная структура вод в северо-восточной части Индийского океана показана на рис. 33. В водах Экваториального Противотечения наблюдались почти все основные экстремумы солёности (А, В, С, Е), характерные для этого противотечения. *T*, *S*-диаграммы, характеризующие водные массы в Противотечении на поисковом разрезе (рис. 20) и полигоне II (рис. 33, б), похожи. Отличия проявляются только в поверхностном слое и на глубинах 600-1000 м. В поверхностном слое восточной части наблюдаются более распреснённые воды за счет атмосферных осадков и водообмена с Северо-Восточным Муссонным Течением. На глубинах 600-1000 м и более пресные воды выделяются в западной части. Они обусловлены адвекцией Атлантической промежуточной водной массы. В северо-восточную часть океана эта водная масса, по-видимому, не проникает, здесь преобладает Красноморская вода.

Вертикальная структура вод в Северо-Восточном Муссонном Течении (рис. 33, б) отличается от структуры вод в Экваториальном Противотечении только в верхнем 300-метровом слое. Отличия связаны с влиянием масс Бенгальского залива (поверхностной и промежуточной). Поверхностный слой еще более распреснен (32.5-43.4 ‰), чем в Экваториальном Противотечении. Подповерхностный слой и верхняя часть промежуточного слоя также распреснены, солёность в них не превышает 34.9 ‰, солёностные макси-

мумы трансформированы и выделяются с большим трудом, вертикальные распределения температуры и солёности осложнены многочисленными ступенями и инверсиями.

Глубже 300 м характерные черты северной структурной зоны Индийского океана сохраняются и в этом течении.

Северная Субэкваториальная Дивергенция является своеобразным разделом между водами Бенгальского залива и экваториальной области Индийского океана в верхнем 300-метровом слое. Функцию разделителя выполняет восходящий поток высокосолёных Персидской (В) и Аравийской (С) водных масс (рис. 34).

Все признаки дивергенции, найденные при описании Южного Субэкваториальной Дивергенции: подъем вод вдоль оси, уменьшение толщины квазиоднородных слоев и термоклина, солёностные фронты вдоль оси дивергенции и т. д., наблюдаются и в Северной Субэкваториальной Дивергенции. Таким образом, эти признаки можно считать характерными для всех дивергентных зон Индийского океана.

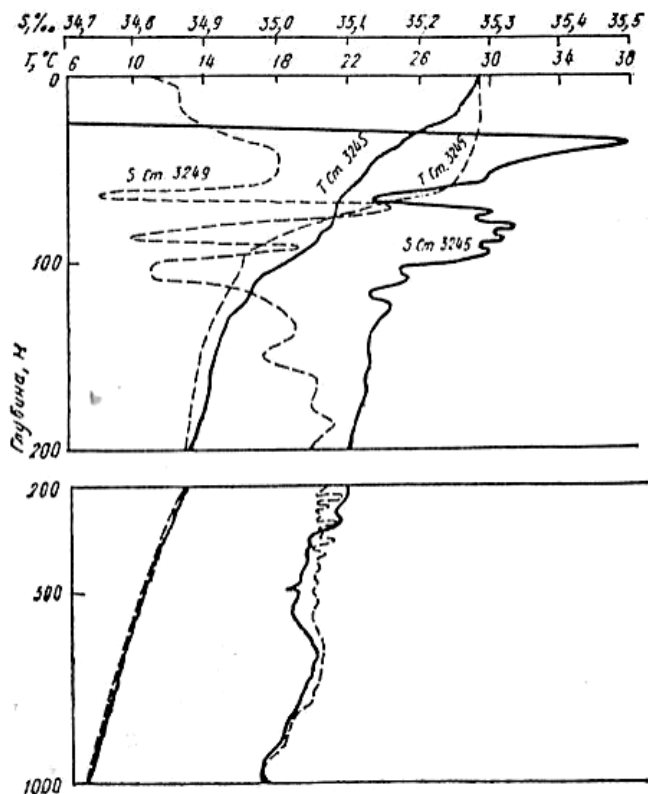
2.6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ. СРАВНЕНИЕ ХАРАКТЕРИСТИК И ОСОБЕННОСТЕЙ ФОРМИРОВАНИЯ ЭКВАТОРИАЛЬНЫХ ДИВЕРГЕНЦИЙ. РЕКОМЕНДАЦИИ ПО МЕТОДИКЕ ПОИСКА ДИВЕРГЕНТНЫХ ЗОН В ИНДИЙСКОМ ОКЕАНЕ

Одной из наиболее замечательных особенностей Индийского океана является Южная Субэкваториальная Дивергенция. Она формируется в зоне взаимодействия Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения. Дивергенция пересекает океан с запада на восток в широтном поясе 5-12° ю.ш. В гидрологическом плане она является естественной жидкой границей, отделяющей северную часть океана с его ярко выраженной сезонной изменчивостью муссонных течений от южной, где преобладает океанический тип циркуляции.

В дивергенции формируется система круговоротов с преобладающим циклоническим вращением вод. Форма и размеры круговоротов, по-видимому, зависят от географического положения дивергенции. В январе 1983 г. (14-й рейс нис “Профессор Водяницкий” ось дивергенции проходила по 9-11° ю.ш. (Плотников, 1986) и его положение было близко к среднему климатическому. В этот период в дивергенции сформировался глубокий циклонический круговорот, его горизонтальные размеры превышали размеры полигона (260×350 км). Горизонтальная ось дивергенции проходила через ложбину циклонического круговорота, была чётко выражена и определялась однозначно, вертикальная ось дивергенции практически не имела наклона.

В феврале 1987 г. дивергенция занимала своё крайнее северное положение 5°20–7°00' ю.ш. В дивергенции формировалась циклоническая ложбина с мезомасштабными круговоротами в ней диаметром 100-150 км. Через ложбину и центры циклонических круговоротов проходила горизонтальная ось дивергенции; она была выражена не четко, имела тенденция к разделению оси, поэтому в определении её положения могли быть допущены неточности. Вертикальная ось дивергенции имела наклон к северу.

В круговоротах формируется поле вертикальных движений. В циклонических круговоротах имеются как зоны подъема, так и зоны опускания вод. Изолинии термогалинных характеристик наиболее высокое положение занимают в центрах круговоротов и на осях ложбин, т.е. на оси дивергенции. Однако расчеты вертикальной скорости в круговоротах (Артамонов, Плотников, 1986) показали, что наибольшие скорости подъема вод наблюдаются в передних частях циклонических круговоротов, а наибольшие скорости опускания - в тыловых частях. В антициклонических круговоротах и гребнях картина обратная: в передних частях происходит опускание частиц воды, а в тыловых - подъем. Зонами раздела вертикальных движений являются оси дивергенции в циклонических круговоротах и конвергенций - в антициклонических. На этих осях, как правило,



33 а

вертикальная скорость минимальная. Таким образом, ось дивергенции можно интерпретировать как проявление гребня волны, где частицы воды достигали своего максимального высокого положения, а ось конвергенции - как проявление подошвы волны, где частицы находятся в максимальном заглублении. На переднем фронте волны, естественно, частицы поднимаются, на тыловом - опускаются (см. гл. 3). Это наблюдение является чрезвычайно важным для объяснения причин, способствующих формированию зон повышенной биологической продуктивности, связанных с дивергенцией вод.

Апвеллинг, развивающийся в передней части циклонического круговорота, способствует обогащению подповерхностного и поверхностного слоев океана биогенными элементами. В то же время даунвеллинг в тыловой части круговорота насыщает подповерхностный и промежуточный слои кислородом. В зоне контакта вод, участвующих в апвеллинге и даунвеллинге, т. е. на тыловой границе оси дивергенции, в подповерхностном и промежуточном слоях формируется термогалинно-гидрохимический фронт, создаются наиболее благоприятные условия для роста первичной продукции (биогенные элементы и кислород).

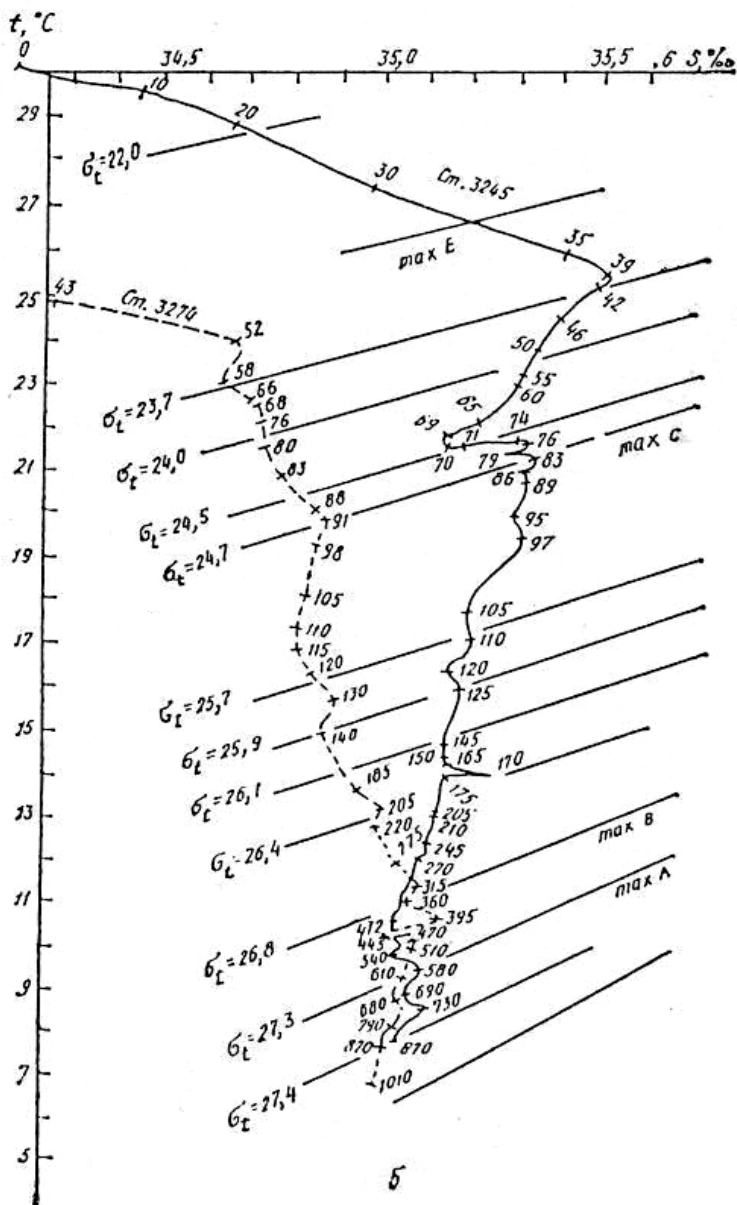


Рис. 33. Полигон II: а – вертикальное распределение солёности (S) и температуры (T) на ст. 3245, 3249; б – T,S-диаграммы ст. 3245, 3274. Условные обозначения те же, что на рис. 20

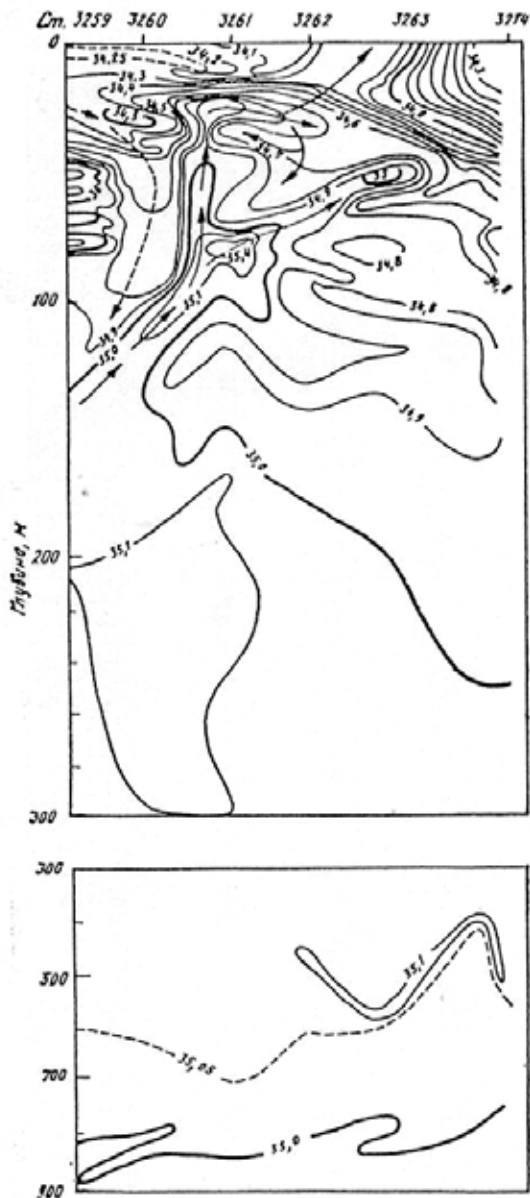


Рис. 34. Полигон II. Распределение солёности (‰) на гидрологическом разрезе: ст. 3259 – 3274

Однако на границе поверхностного слоя наиболее благоприятные условия для роста биологической продукции должны формироваться как раз на оси дивергенции, где наиболее тесно соприкасаются поднявшиеся в процессе апвеллинга промежуточные и подповерхностные воды с поверхностными. На поверхности океана вдоль оси дивергенции также формируется фронт. В субэкваториальном и экваториальном районах Индийского океана он проявляется, прежде всего, в поле солёности. Этот фронт, как правило, отстоит от оси дивергенции на 10-30 миль в сторону наиболее распресненных вод.

Признаки Субэкваториальной Дивергенции проявляются не только в поле вертикальных скоростей и куполообразном подъеме изолиний термогалинных характеристик, но и в распределении водных масс.

В поверхностном слое океана вблизи дивергенции и к югу от неё проходит полоса распресненных вод, вытянутая с востока на запад. Она образуется в результате адвекции воды из индонезийских морей в Южном Пассатном Течении. По температуре поверхностного слоя дивергенция проявляется слабее, чем по солёности. Это объясняется сравнительно однородным радиационным прогревом в экваториальной области. Однако в западной части океана вдоль оси дивергенции может проходить относительно слабый температурный фронт, обусловленный совместным влиянием двух факторов: подъемом

подповерхностных вод в поверхностный слой и адвекцией сравнительно холодных вод Сомалийского апвеллинга в Экваториальном Противотечении. Этот фронт может проходить или по оси дивергенции, или к северу от нее.

Поверхностный квазиизотермический слой в дивергенции тоньше (20-30 м), чем в окружающих водах (40-50 м), толщины поверхностных квазиизогалинных слоев в дивергенции могут уменьшаться до 0-10 м, тогда как в окружающих водах их толщина составляет 30-40 м.

В подповерхностном слое и верхней части промежуточного слоя в зоне дивергенции происходит встреча высокосолёной Аравийской (С) и Южной Субтропической водных масс, но их слияние не осуществляется, они разделены восходящим потоком Антарктической промежуточной водной массы. Восходящий её поток отделяет северную структурную зону Индийского океана от южной.

Северная Субэкваториальная Дивергенция в северо-восточной части Индийского океана так же, как и Южная Субэкваториальная, выполняет роль “жидкой границы”, которая отделяет воды Бенгальского залива от вод экваториальной области Индийского океана. Лучше всего она проявляется в верхнем 300-метровом слое, где четко выражен восходящий поток высокосолёных Аравийской (С) и Персидской (В) водных масс.

Эта дивергенция активизируется в зимний период во время развития Северо-Восточного Муссонного Течения. Дивергенция представляет собой систему мезомасштабных циклонических круговоротов, формирующихся в зоне взаимодействия Северо-Восточного Муссонного Течения и Экваториального Противотечения.

К перечисленным выше признакам дивергентных зон, полученным в результате анализа динамической и термогалинной структуры вод, можно добавить ещё два, характерных только для Северной Субэкваториальной Дивергенции. Первый: в подповерхностном слое вдоль оси дивергенции выделяется солёностный фронт, обусловленный тем, что в Экваториальном Противотечении присутствуют высокосолёные водные массы северной структурной зоны Индийского океана, а в Северо-Восточном Муссонном Течении на тех же глубинах - распреснённые воды Бенгальского залива.

Второй: обострение вертикального градиента плотности в подповерхностном слое (сезонном пикноклине) в Экваториальном Противотечении и Северо-Восточном Муссонном Течении обусловлено разными факторами. В Экваториальном Противотечении этого градиента происходит в результате резкого повышения солёности на верхней границе Аравийской (С) водной массы на глубинах 55-75 м. В Северо-Восточном Муссонном Течении максимальное обострение вертикального градиента плотности обусловлено вертикальным распределением температуры и приурочено к верхней части подповерхностного слоя (сезонного термоклина, глубины 20-40 м.). На оси дивергенции наблюдается резкий перепад глубины залегания поверхности максимального вертикального градиента плотности, что служит дополнительным признаком Северной Экваториальной Дивергенции.

Изучая особенности формирования Южной Субэкваториальной Дивергенции, необходимо учитывать три важных фактора: сезонную изменчивость Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения; район взаимодействия этих течений и интенсивность глубинной циркуляции вод, обусловленной термогалинными и орोगрафическими условиями. Рассмотрим подробнее каждый из этих факторов.

В зимний период циркуляция вод северной части Индийского океана находится под воздействием Северо-Восточного муссона, Экваториальное Противотечение смещается к югу от 10-12° ю.ш., причем стержень противотечения проходит вблизи его южной границы. Южное Пассатное Течение в этот период имеет характер струйного течения, его стержень прослеживается четко на 12-14° ю.ш. В области взаимодействия течения в поверхностном и подповерхностном слоях океана формируется интенсивный циклонический круговорот с зональной осью на 10-12° ю.ш. В этом же регионе располагается юго-восточная часть Сомалийской котловины, в которой преобладает глубинная цикло-

ническая циркуляция, обусловленная термогалинным и орографическим факторами. Циклонические завихренности течений в поверхностном, подповерхностном и глубинном слоях поддерживают друг друга и способствуют обострению Южной Субэкваториальной Дивергенции, усиление интенсивности восходящих дивергенций вод на ее оси.

В летний период, когда над северной частью Индийского океана господствует Юго-Западный муссон и океаническая циркуляция подвергается его влиянию, Экваториальное Противотечение смещается к северу, его стержень проходит вблизи экватора. Южное пассатное течение в это время становится неустойчивым, оно проходит с востока на запад широким потоком южнее 5° ю.ш., его стержень выделяется слабо. Область взаимодействия Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения (Южная Субэкваториальная Дивергенция) в этот период размыта, в ней формируется циклоническая ложбина, но только в поверхностном и подповерхностном слоях. Горизонтальная ось ложбины (ось дивергенции) проходит по $5-7^{\circ}$ ю.ш. На этой широте расположен подводный хребет, разделяющий северную и юго-восточную части Сомалийской котловины. Над поднятиями дна в глубинных слоях океана преобладает антициклоническая циркуляция. Соответственно циклоническая завихренность, формирующаяся в поверхностном и подповерхностном слоях на $5-7^{\circ}$ ю.ш., глубинной циркуляцией не поддерживается. Южная Субэкваториальная Дивергенция здесь выражена нечетко, её поиск затруднен.

Сравнение результатов гидрологических съемок Индийского океана в зоне Южной Субэкваториальной Дивергенции в феврале 1983 г. и феврале 1987 г. показало различия в активности дивергенции.

В феврале 1983 г. съемка полигона I производилась в период наибольшей активности Северо-Восточного муссона, т.е. в "разгар" зимнего сезона. Экваториальное Противотечение занимало южное положение и активно взаимодействовало с Южным Пассатным Течением, формируя циклонический круговорот в поверхностном и подповерхностном слоях океана. Этот круговорот формировался над юго-восточной частью глубоководной Сомалийской котловины. С другой стороны, в котловине в промежуточном и глубинном слоях океана также преобладала циклоническая циркуляция, обусловленная термогалинным фактором и орографией дна. Вдоль западного склона котловины на север распространялась Антарктическая промежуточная водная масса, вдоль восточного на юг - промежуточная Красноморская водная масса (Плотников, 1986). Таким образом, положение циклонического круговорота, сформированного в поверхностном и подповерхностном слоях под воздействием динамического фактора (взаимодействие Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения), совпадало с положением циклонического круговорота, сформированного термогалинным и орографическим факторами в более глубоких слоях: циклоническая завихренность поверхностного и глубинного слоев взаимно поддерживалась. В результате образовался единый циклонический круговорот с интенсивной зоной подъема вод вдоль его вертикальной оси: ось Южной Субэкваториальной Дивергенции, проходившая через центр и циклонические ложбины этого круговорота, была четко выраженной.

В феврале 1987 г. наступление зимнего сезона, по-видимому, запаздывало. Основной поток Экваториального Противотечения проходил значительно севернее, чем в феврале 1983 г. Соответственно Южное Пассатное Течение растекалось более широким потоком, его стержень был размыт. В зоне взаимодействия Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения на $5^{\circ}20'-7^{\circ}00'$ ю.ш. формировалась циклоническая ложбина. Она охватывала поверхностный и подповерхностный слои, но циклоническая завихренность в ней не поддерживалась циркуляцией в нижних слоях. На глубинах 800-1000 м циклоническая завихренность наблюдалась только в южной и восточной частях полигона I, в северо-западной части полигона движения вод осуществлялось по антициклонической траектории. Соответственно глубокий циклонический круговорот в этот период не мог сформироваться, выделялась лишь поверхностная циклоническая ложби-

на, через которую проходила ось Южной Субэкваториальной Дивергенции. Ось была выражена нечетко, что затрудняло ее поиск в экспедиционных условиях.

Эффективность экспедиционных исследований в зоне Южной Субэкваториальной Дивергенции в первую очередь зависит от правильного выбора полигона, тактики поиска оси дивергенции. Ось дивергенции в течение года изменяет свое положение от 5° до 12° ю.ш. под влиянием сезонной изменчивости крупномасштабной циркуляции. Летом (в Северном полушарии) она приближается к экватору, зимой отходит к югу. Однако такая простая схема сезонных миграций дивергенции усложняется межгодовой изменчивостью течений, учесть которую заранее, на стадии планирования экспедиции, весьма трудно. Поэтому перед съемкой полигона желательно выполнение рекогносцированного гидрологического разреза, перекрывающего район миграций дивергенции. Его можно начинать от экватора и продолжать до 15° ю.ш. Шаг между станциями не должен превышать ширину оси дивергенции - 30-40 миль.

На разрезе необходимо зондирование верхнего слоя океана до глубины 1000 км, между станциями - наблюдения за термогалинными и гидрооптическими характеристиками, течениями в буксируемом режиме.

Оси дивергенции соответствуют смена направления течений на поверхности океана (к северу от оси течения направлено на восток, к югу от оси - на запад), максимальный подъем изотерм, изогалии и изопики к поверхности океана, минимальная толщина верхнего квазигомогенного слоя.

На поверхности океана вдоль оси выделяются температурный и солёностный фронты, причем они могут не совпадать. Температурный фронт зачастую проходит несколько севернее оси, так как формируется в Экваториальном Противотечении; солёностный фронт или совпадает с осью, или проходит несколько южнее оси, он формируется в Южном пассатном течении.

Полезную информацию о положении оси дивергенции дает *T, S*-анализ водных масс.

В поверхностном слое на оси происходит разделение сравнительно солёной Экваториальной водной массы и распреснённой индонезийской воды. Именно между ними образуется солёностный фронт.

В поверхностном слое выделяются высокосолёные воды северной структурной зоны Индийского океана (Аравийские и Персидские водные массы) и высокосолёная вода южной части океана (Субтропическая водная масса). Подповерхностные воды северной части океана обладают сложной вертикальной структурой галинного поля, здесь имеется несколько, по крайней мере три, максимума солёности. В водах южной части океана вертикальное распределение солёности более монотонное: четко выделяется один максимум солёности (хотя вблизи дивергенции возможно образование нескольких вторичных максимумов, обусловленных вовлечением высокосолёных вод в вертикальную циркуляцию).

На оси дивергенции высокосолёные воды северной и южной частей океана разделяются широким потоком Антарктической промежуточной водной массы. Эта водная масса отличается от других вод подповерхностного слоя сравнительно низкой солёностью (менее 35.0 ‰), она также немного прохладнее окружающих вод. На оси дивергенции она вовлекается в восходящий поток вод, выходит из промежуточного слоя и поднимается в поверхностный слой. В некоторых случаях может достигать поверхности океана. Ее поток четко выделяется по куполообразному подъему изогалин и изотерм, вертикальная структура солёности в нем монотонна, подповерхностные максимумы размыты или отсутствуют совсем. На оси дивергенции наблюдается также изменение гидрооптических характеристик: при пересечении оси с севера на юг цвет воды меняется от голубого до зеленоватого, уменьшается прозрачность. Изменение гидрооптических характеристик на оси, в принципе, позволяет осуществлять поиск дивергенции по аэрокосмическим снимкам, но, к сожалению, в этом регионе часто преобладает облачная погода, что снижает эффективность аэрокосмического мониторинга океана.

Северная Субэкваториальная Дивергенция образуется в Северном полушарии в области взаимодействия Северо-Восточного Муссонного Течения и Экваториального Противотечения. Обостряется в зимний период. Поиск её осложнен тем, что течения вблизи экватора интенсивно меандрируют. В некоторых случаях граница между течениями проходит в Южном полушарии, тогда между течениями возникает антициклоническая циркуляция, вместо дивергенции развивается конвергенция, в которой преобладает нисходящее движение вод. Множество вергенций разного знака приводит к интенсивному водообмену между поверхностными и нижележащими слоями, что, в свою очередь, формирует множество областей с различной гидрологической структурой и биологической продуктивностью.

Стратегия поиска Северной Субэкваториальной Дивергенции рекомендуется такая же, как и при поиске Южной Субэкваториальной Дивергенции, т.е. выполнение рекогносцировочного разреза по меридиану от экватора до $10-12^\circ$ ю.ш с шагом между станциями около 30 миль, измерение термогалинных, гидрооптических и динамических характеристик поверхностного слоя океана и по ходу судна. Однако следует иметь в виду, что эта дивергенция наиболее четко проявляется в подповерхностном слое.

В Северной Субэкваториальной Дивергенции проявляются все характерные особенности термогалинной структуры вод, выделенных при описании Южной Субэкваториальной Дивергенции: подъем промежуточных и поверхностных вод в поверхностный слой, уменьшение толщины верхнего квазиоднородного слоя и т.д. Кроме того, в подповерхностном слое вдоль оси Северной Субэкваториальной Дивергенции проходит солёностный фронт, разделяющий Бенгальскую и Аравийскую водные массы.

Дополнительную информацию о положении оси дивергенции дает анализ вклада температуры и солёности в изменчивость плотности. Южнее оси дивергенции в Экваториальном Противотечении обострение вертикального градиента происходит под влиянием резкого повышения солёности на верхней границе Аравийской водной массы, севернее оси вертикальный градиент плотности увеличивается под влиянием изменения температуры в сезонном термоклине.

ГЕОСТРОФИЧЕСКАЯ ЦИРКУЛЯЦИЯ ВОД В СУБЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЗОНЕ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

3.1 ВВЕДЕНИЕ

Распределение планктонных видов определяется особенностями циркуляции вод и определяется структурой водных масс. Основы ареалов экваториальных видов летом расположены в круговоротах, образованных Юго-Западным Муссонным и Южным Пассатным Течениями, зимой - Северным Пассатным (Северо-Восточным Муссонным) и Южным Пассатным Течениями и их Противотечением (Экваториальным Противотечением) (Беклемишев, 1969).

В настоящем разделе анализируются поля горизонтальных и вертикальных геострофических движений деятельного слоя океана в районах, исследованных в 23-м рейсе НИС "Профессор Водяницкий". Эти результаты используются для интерпретации распределения биологических сообществ пелагиали. Проводится сравнение кинематических полей с климатической ситуацией и дается оценка их межгодовой изменчивости.

Исследования были проведены в зимний сезон Северного полушария (в феврале-марте 1987г.), когда севернее экватора развит Северо-Восточный муссон. Крупномасштабная климатическая циркуляция в субэкваториальной области Индийского океана в этот период характеризуется следующими основными чертами. Область океана между экватором и примерно 10° с.ш. занята Северным Пассатным Течением. Это течение с преобладающей западной зональной компонентой скорости наиболее четко выражено лишь в восточной части океана (Бурков, Нейман, 1977), где его скорости на поверхности меняются от 40 до $50 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Северное Пассатное Течение формируется в ноябре, достигает своего максимального развития в январе-феврале и затухает в апреле (Головастов, 1982). В зимний сезон максимальные скорости этого течения ($90\text{-}100 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$) обычно наблюдаются к югу от о. Шри-Ланка (Бурков, Нейман, 1977). Достигая Мальдивского хребта, течение отклоняется на север и распространяется вдоль западного побережья п-ова Индостан, где его называют уже Западно-Индостанским течением. По данным инструментальных измерений (Овчинников, 1961), Северное пассатное течение охватывает верхний слой океана до глубин 50-100 м на западе океана и до 500-700 м на востоке. Оно распространяется между $5\text{-}6^{\circ}$ с.ш. и $2\text{-}3^{\circ}$ ю.ш. от 85 до 55° в.д.

Следующим важным элементом циркуляции субэкваториальной области Индийского океана в зимний сезон является Экваториальное Противотечение. Оно представляет собой компенсационный поток, восполняющий отток вод от восточной границы океана (Бурков, 1980). В ноябре - декабре Экваториальное Противотечение идет на восток между 3° с.ш. и 5° ю.ш. Позднее, с января по апрель, противотечение полностью переходит в Южное полушарие, где его южная граница находится приблизительно на 10° ю.ш. В западной части противотечение частично подпитывается водами Южного Пассатного Течения. По мере продвижения на восток его ширина уменьшается до нескольких миль. На востоке меньшая часть воды противотечения возвращается в муссонный круговорот, а большая часть продвигается на юго-восток, как Яванское прибрежное течение, или рециркулирует в Южное Пассатное Течение (Бурков, 1980). По данным экспериментов ПИГАП-78, 79 геострофические скорости Экваториального Противотечения на поверхности колеблются от $30\text{-}40$ до $50 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ и более, при этом наименьшие скорости наблюдаются в центральной части океана.

Во время Северо-Восточного муссона в подповерхностном слое развивается также течение Тареева. По инструментальным измерениям (Корт, Титов, 1987), оно переносит воды с запада на восток на глубинах 75-100 м. Между 55° и 65° в.д. его средняя скорость составляет $50 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Между 75° и 85° в.д. ядро течения расположено на глубинах

200-300 м, а средняя суточная зональная составляющая скорости равна $25-35 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ (Головастов, 1982).

Южнее экватора в период развития Северо-Восточного муссона можно выделить многочисленные вихри и круговороты, локальные потоки, среди которых между 10° и 15° ю.ш. по В.А.Головастову и др. (Головастов, 1982), и между 8° и $20-25^\circ$ ю.ш. по В.А.Буркову и В.Г.Нейману (Бурков, Нейман, 1977), отчетливо выделяется Южное Пассатное Течение. Максимальные его скорости, наблюдаемые вдоль $12-13^\circ$ ю.ш., составляют $20-30 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. С глубиной скорость Южного Пассатного Течения уменьшается: на горизонте 100 м она не превышает $20 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, на горизонте 400 м $-10-15 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. На глубинах более 1000 м Южное Пассатное Течение не наблюдается. Таким образом, оно проявляется в слое 0-400 м в виде широкого потока, пересекающего Индийский океан с востока на запад. Под влиянием рельефа дна его направление существенно изменяется. Так, на 65° в.д. в районе Центрально-Индийского подводного хребта, часть потока Южного Пассатного Течения отклоняется на север, а другая часть продолжает движение в западном направлении. Отклонившийся на север поток образует циклонический круговорот с центром в районе архипелага Чагос (13° ю.ш., 72° в.д.). Этот круговорот вод отчетливо прослеживается на глубинах 0, 100 и 400 м (Головастов, 1982). По инструментальным измерениям (Бурков, Нейман, 1977), в ядре Южного Пассатного Течения в отдельные моменты скорость может достигать $50-60 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$.

Характерной особенностью Южного Пассатного Течения являются квазистационарные крупномасштабные круговороты на его широтных границах. Вдоль зональных осей циклонических круговоротов на северной периферии течения проходит зона Южной Субэкваториальной Дивергенции, в которой наблюдается подъем глубинных вод в верхний слой океана. Эта зона связана с региональными особенностями поля ветра (Бурков, 1980).

Сведения о вертикальных движениях в субэкваториальной зоне Индийского океана ограничены. В работе (Бурков, Нейман, 1977) дается общая характеристика вертикальных движений на нижней границе дрейфовых течений. Показано, что их изменение от сезона к сезону не такое резкое, как изменение поверхностной дрейфовой циркуляции. Как зимой, так и летом экваториальные и низкие тропические широты характеризуются восходящими движениями, приподнимающими пикноклин, в то время как на остальной акватории Индийского океана господствуют нисходящие токи, причем положение максимальных значений вертикальной скорости зимой и летом совпадает с конвергенцией в поле поверхностных дрейфовых течений. Глубина пикноклина в этих широтах заметных колебаний не испытывает, так как вертикальные движения в экваториальной полосе на протяжении года не меняют знака (Бурков, 1980).

Основные исследования в 23-м рейсе НИС “Профессор Водяницкий” проведены на двух синоптических полигонах. Полигон I с координатами $64.5 - 67.5^\circ$ в.д. и $4-7^\circ$ ю.ш. располагается приблизительно на границе Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения или в зоне Южной Субэкваториальной Дивергенции. Полигон II с координатами $87.5 - 90.0^\circ$ в.д. и $3.5-6.5^\circ$ с.ш. располагался в зоне Северного Пассатного Течения. Оба полигона находятся, согласно оценкам (Бурков, 1980), в областях преобладающего климатического подъема вод.

3.2. ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ОБРАБОТКИ

При расчете геострофической циркуляции использовано поле плотности, вычисленное по данным о температуре и солености морской воды, полученным в результате зондированием комплексом МГИ-4102 (“Исток-5”). Расчеты динамической топографии, горизонтальных и меридиональных составляющих поля скорости проведены по стандартной схеме динамического метода (Фомин, 1961). В качестве поверхности отсчета использован горизонт 1000 м.

В данном разделе приводятся оценки вертикальных скоростей, полученных для района исследований с помощью модели К. Хидака (Hidaka, 1961). Несмотря на большое внимание, уделяемое изучению вертикальной циркуляции и множество работ, в которых предлагаются различные методы расчета вертикальной скорости и приводятся количественные характеристики вертикальных движений для различных районов Мирового океана (Баранов, 1988; Бурков, 1980; Хлыстов, 1976; Чекотилло, 1966), остается еще много неясного, а в отдельных случаях противоречивого и даже спорного. Это связано с отсутствием непосредственных измерений вертикальной компоненты скорости из-за малости ее абсолютных значений (10^{-2} - 10^{-5}) (Хлыстов, 1976).

Сравнение результатов расчетов вертикальных скоростей, полученных различными методами, показывает, что, в общем, они отражают одни и те же черты: увеличение вертикальных движений с глубиной и в зонах интенсивных горизонтальных течений. В Северном полушарии подъем (опускание) вод наблюдается в районах меридиональных потоков на юг (север). Преимущества и недостатки каждого метода в условиях отсутствия прямых наблюдений в настоящее время трудно объективно оценить. Для практических расчетов важны простота и удобство вычислений. Один из таких методов - модель К. Хидака (Hidaka, 1961). Исходные гидродинамические уравнения имеют вид

$$\frac{\partial \tau_x}{\partial z} + 2\omega \rho \sin \varphi \cdot V = \frac{\partial P}{\partial x}; \quad (16)$$

$$\frac{\partial \tau_y}{\partial z} - 2\omega \rho \sin \varphi \cdot U = \frac{\partial P}{\partial y}. \quad (17)$$

Уравнение неразрывности

$$\frac{\partial}{\partial x}(\rho U) + \frac{\partial}{\partial y}(\rho V) - \frac{tg\varphi}{R} \rho V + \frac{\partial}{\partial z}(\rho W) = 0. \quad (18)$$

Уравнение гидростатики

$$dP = g\rho dz. \quad (19)$$

Система координат выбрана таким образом, что начало координат находится на свободной поверхности моря, ось x направлена по параллели на восток, ось y - по меридиану на север, ось z - вертикально вниз. Условные обозначения в уравнениях: τ_x, τ_y - горизонтальные составляющие тангенциального напряжения ветра; U и V - горизонтальные составляющие скорости вдоль осей координат x и y ; W - вертикальная составляющая скорости движения воды с положительным направлением вниз; P - давление в воде; g - плотность воды; φ - географическая широта; R - средний радиус Земли ($R = 6.371 \cdot 10^8$ см); ω - угловая скорость вращения Земли ($7.29 \cdot 10^{-5} \text{ c}^{-1}$).

Подробное описание вывода расчетной формулы приведено в работе (Тюряков, 1965). Окончательное выражение для вертикальной скорости имеет вид

$$-W(z) = \frac{\int_0^z g \frac{\partial \rho(z_1)}{\partial x} (z - z_1) dz_1 - \frac{z}{h} \int_0^h g \frac{\partial \rho(z_1)}{\partial x} (h - z_1) dz_1}{2\omega R \cos \varphi \sin^2 \varphi \cdot \rho(z)}. \quad (20)$$

Для практических расчетов формула приведена к следующему виду:

$$-W(z) = \frac{B}{\rho(z)} \left[\sum_0^z \Delta \rho(z_1) (z - z_1) \Delta z_1 - \frac{z}{h} \sum_0^h \Delta \rho(z_1) (h - z_1) \Delta z_1 \right]. \quad (21)$$

Где B - некоторый коэффициент, постоянный для данной параллели,

$$B = \frac{g}{2\omega R \cos \varphi \sin^2 \varphi \cdot \Delta x}; \quad (22)$$

z - горизонт, на котором определяется вертикальная скорость; z_1 - текущая координата; h - глубина моря; Δx - расстояние между соседними станциями, изменяющееся от 60 до 120 км; Δg - разность условной плотности.

Несмотря на недостатки метода (невозможность расчета вертикальных движений у дна и вблизи поверхности, а также на экваторе и полюсах при $\varphi = 0, \pm \pi$), он успешно применяется в практике (Hidaka, 1961; Тюряков, 1965; Артамонов, Плотников, 1986). Для настоящего анализа ограничения метода не имеют принципиального значения, так как в работе основное внимание уделяется подповерхностному слою в пределах верхнего термоклина, при этом полигоны более чем на три градуса широты удалены от экватора. Полученные значения вертикальных скоростей отнесены к середине расстояния между соседними станциями. Расчет проведен для стандартных горизонтов до глубины 1000 м.

По результатам расчетов построены схемы динамической топографии и разрезы зональной и меридиональной составляющих скорости геострофических течений, а также схемы распределения вертикальных скоростей на различных горизонтах и вертикальные разрезы зон подъема и опускания вод.

На каждой гидрологической станции рассчитаны вертикальные градиенты плотности, по результатам которых построены распределения нижней границы квазигомогенного слоя по градиенту плотности, глубины залегания максимального и второго по величине максимума градиентов плотности. Для удобства интерпретации различных кинематических структур восточные зональные и северные меридиональные скорости, области отрицательных скоростей - зоны подъема - заштрихованы.

Полученные карты и разрезы отражают сумму синоптических и мезомасштабных колебаний гидрофизических полей, при этом ситуация усложняется несинхронным выполнением станций на каждом полигоне. Время между выполнением соседних станций - около 4-5 ч, а между первой и последней станциями полигона - около 10 суток. В то же время относительно короткая продолжительность выполнения съемки позволяет считать, что основные искажения вносят мелко- и мезомасштабные колебания. Отсутствие надежной информации о статистической структуре мезомасштабных колебаний в районе исследований не позволяет в настоящее время оценить погрешности, возникающие при анализе синоптической картины. Однако известно, что в зонах интенсивных струйных течений синоптические вариации в среднем в несколько раз по интенсивности превышают мезомасштабные колебания (Артамонов, 1989). Это позволяет полагать, что полученные картины в значительной степени отражают синоптическую ситуацию в районе исследований.

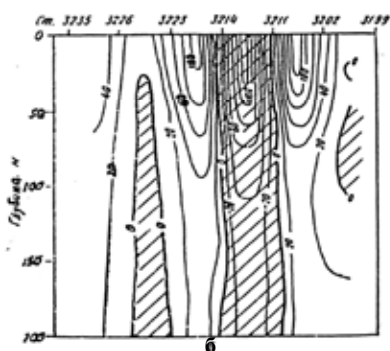
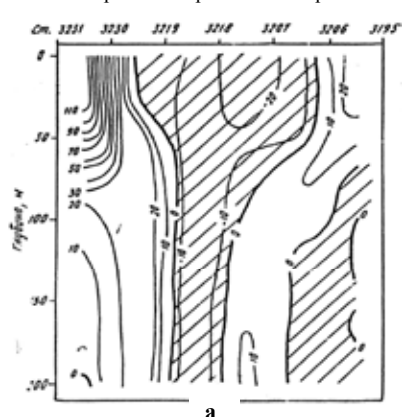
3.3. ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕОСТРОФИЧЕСКОЙ ЦИРКУЛЯЦИИ (ПОЛИГОН I)

Горизонтальная циркуляция. Анализ схем динамической топографии, рассчитанной по материалам гидрологической съемки, позволил выявить ряд крупномасштабных черт кинематической структуры вод, которые можно интерпретировать как известные элементы циркуляции вод. Южная часть полигона в верхнем 150-метровом слое занята преимущественно потоками западного направления, т.е. Южным Пассатным Течением. На поверхности его геострофические скорости достигают $110-120 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ (ст. 3231-3230). С глубиной скорость течения быстро уменьшается и на горизонте 100 м не превышает $30 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ (рис. 35, а). Северная граница потока располагается примерно на $6.0-6.5^\circ$ ю. ш., южная выходит за пределы полигона. В районе $65-66^\circ$ в.д. Южное Пассатное Течение образует две струи. Одна струя со скоростями до $40 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ в верхнем 50-метровом слое (ст. 3235-3226) следует в западном направлении, а затем юго-западном направлении (рис. 35, б). Другая ветвь Южного Пассатного Течения поворачивает на северо-запад, а затем на север и, меандрируя, выходит за пределы полигона. В пределах верхнего 50-

метрового слоя типичные скорости в этой струе колеблются между 70 и 100 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$ (рис. 35, в). Наибольшие зональные скорости наблюдаются на поверхности, где достигают 130 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$ (ст. 3211-3202). На некоторых участках (например, между ст. 3201 и 3202) течение заметно увеличивает свою вертикальную мощность и скорости, превышающие 80 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$, наблюдаются на глубине 200 м (рис. 35, з). Минимальная вертикальная мощность Южного Пассатного Течения наблюдается на юго-востоке полигона, где глубже 80 м зональные скорости не превышают 30 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$ (рис. 35, а).

- На северной периферии Южного Пассатного Течения формируется серия круговоротов различного знака. Для удобства дальнейшего анализа, наиболее крупным из них были присвоены свои индексы: циклоническому – Ц, антициклоническому – А (рис. 35, д). Два интенсивных круговорота (Π_1 и Π_2) наблюдаются на восточной периферии северной ветви Южного пассатного течения. Они разделены примерно такой же интенсивности антициклоническим круговоротом (A_1), ось которого проходит по 5° ю.ш.

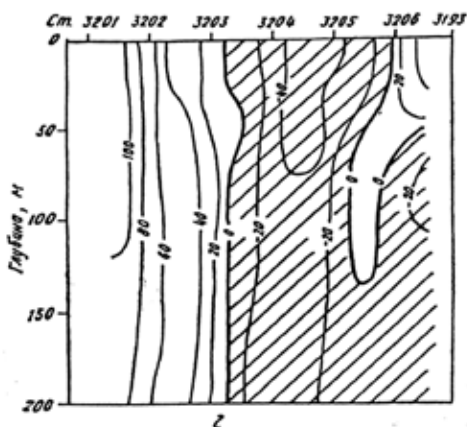
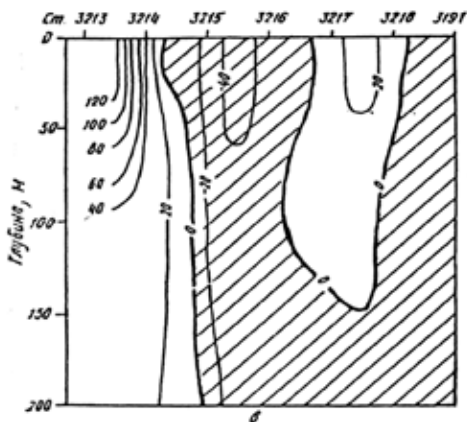
На востоке полигона I, кроме его южной части, динамический рельеф более сглажен по сравнению с западными районами. Наблюдаются два слабых циклонических круговорота (Π_3 , Π_4), судить о полных размерах которых не представляется возможным, так как они частично выходят за пределы полигона. Эти циклонические вихри разделяются наибольшим антициклоническим круговоротом (A_2). Интенсивность циркуляции в этих круговоротах существенно меньше, чем в зоне Южного пассатного течения, геострофические скорости в верхнем 50-метровом слое не превышают 30-40 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$ (рис. 35, в, з).



Систему наиболее крупных циклонических круговоротов (Π_1 , Π_2 , Π_3), которая характеризует обширную область подъема вод в пределах I полигона, по-видимому, можно рассматривать как часть Южной Субэкваториальной Дивергенции. В период исследований она пересекает полигон вдоль северной периферии Южного Пассатного Течения.

Описанная выше структура течений и круговоротов в целом характерна для верхнего 50-метрового слоя, на 50 м начинают заметно ослабевать круговороты Π_3 и Π_4 . С увеличением глубины динамический рельеф на большей части полигона становится более пологим, за исключением северо-западной части, где сохраняется интенсивный циклонический круговорот Π_1 . На западной периферии этого круговорота скорости выше 80 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$ достигают глубины 200 м, восточная часть вихря менее интенсивна, а скорости течения на этой глубине почти в 4 раза меньше (рис. 35, з).

На горизонте 100 м наблюдается заметное ослабление антициклонического (A_1) и циклонического (Π_2) круговоротов, располагающихся в центральной части полигона. Циклонический круговорот (Π_3) в восточной части полигона вытягивается в западном направлении, а круговороты Π_4 и A_2 вообще исчезают,



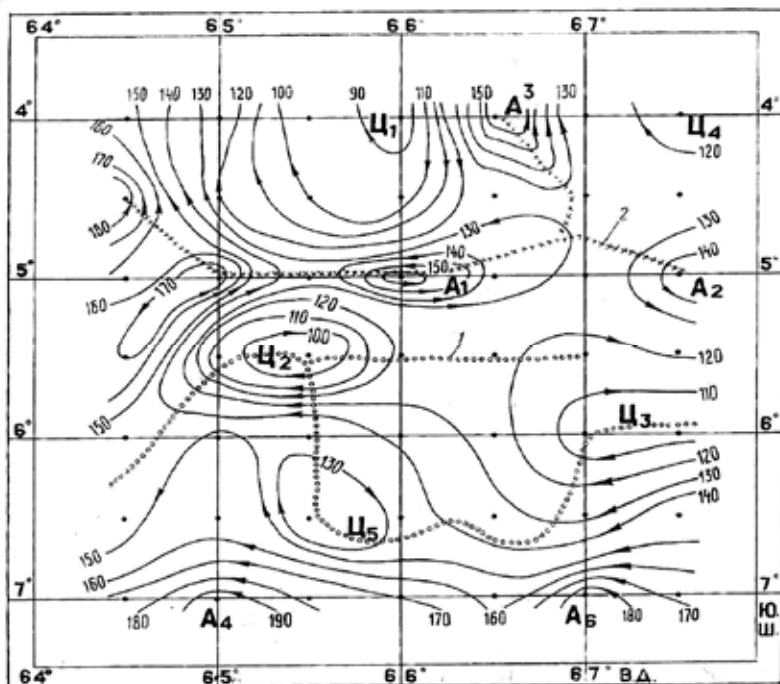
на их месте наблюдается большего масштаба, но менее интенсивная антициклоническая завихренность динамического рельефа.

На горизонте 150 м отмечается дальнейшее ослабление геострофических скоростей, при этом антициклонический круговорот в центре полигона полностью разрушается. Необходимо отметить, что на глубинах 100-150 м разделение Южного пассатного течения уже не проявляется. Однако в поле температуры и солености обнаруживаются две отдельные струи с аналогичными свойствами: повышенной температурой и пониженной соленостью. Одна из них следует на запад южнее примерно 5.5° ю.ш., а другая прослеживается в северо-западной части полигона в виде квазимеридионального потока значительной интенсивности со скоростями до $80-100 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$.

Вертикальные движения. Распределение зон подъемов и опусканий на полигоне I показывает сложную структуру поля вертикальных движений, обусловленную наличием системы круговоротов различного знака. При этом выделяются некоторые закономерности, которые можно связать с горизон-

тальной циркуляцией вод. Общей тенденцией является то, что зоны подъема смещены к западным перифериям циклонических и восточным перифериям антициклонических круговоротов, а зоны опускания - наоборот, к восточным перифериям циклонических и западным перифериям антициклонических круговоротов. При этом линии вергенций, проходящие по меридиональным осям круговоротов, разделяют области вертикальных движений различного знака. В настоящем анализе под периферией круговорота понимается зона струйного течения, формирующего ту или иную часть круговорота. Вдоль меридиональной оси круговорота скорости вертикальных движений близки к нулю.

Основная и наиболее интенсивная зона подъема вод охватывает зону Южного Пассатного Течения и западные периферии циклонических круговоротов Ц₁, Ц₂, Ц₃ (рис. 36, а). Наибольшие вертикальные скорости подъема наблюдаются в зоне северной струи Южного Пассатного Течения: $4.4 \cdot 10^{-4}$ см·с⁻¹ между ст. 3201 и 3202 и $3.8 \cdot 10^{-4}$ см·с⁻¹ между ст. 3213 и 3214. Более слабый максимум отмечается на юге полигона, на северной границе южной струи Южного Пассатного Течения ($1.5 \cdot 10^{-4}$ см·с⁻¹) между ст. 3226 и 3227.



д

Рис. 35. Распределение горизонтальной скорости ($\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$) на разрезах полигона I: *а* - (ст. 3231-3195), *б* (ст. 3235-3199) – зональные компоненты, направление течений на восток заштриховано; *в* (ст. 3213 –3191), *г* - (ст. 3201-3193) - меридиональные компоненты, направление течений на юг заштриховано, *д* - динамическая топография на горизонте 50 м в динамических миллиметрах (70 000+величина на карте)

Пунктирные линии на рисунках 36 *а, б, в* соединяют области максимального подъема вод и характеризуют положение оси Южной Субэкваториальной Дивергенции. Таким образом, по схеме динамической топографии Южная Субэкваториальная Дивергенция представляется в общем как система циклонических круговоротов. Расчет вертикальных скоростей позволил уточнить ее положение и показать, что ее ось проходит по западным перифериям циклонических круговоротов, формирующихся Южным Пассатным Течением. Отметим, что по климатическим данным Южная Субэкваториальная Дивергенция имеет зональную ориентацию. В период исследований 23-го рейса НИС “Профессор Водяницкий” она была вытянута в меридиональном направлении, что обусловливается значительной синоптической изменчивостью гидрологических полей в районе исследований.

Вторая обширная область подъема вод располагается вне зоны Южного Пассатного Течения в восточной половине полигона и также простирается в квазимеридиональном направлении. Скорости подъема здесь гораздо меньше, чем в зоне Южного

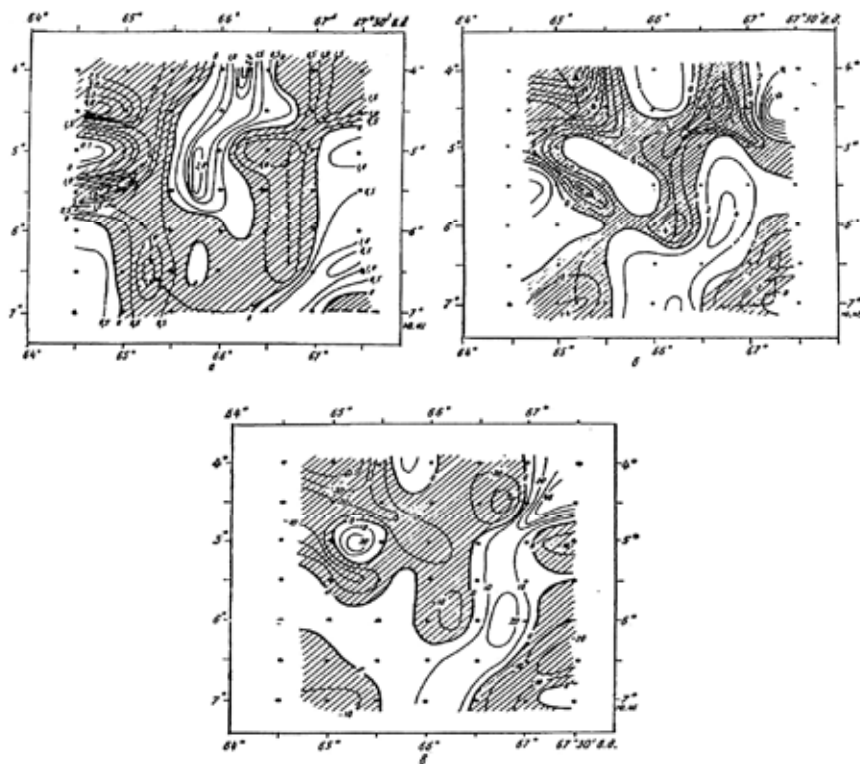


Рис. 36. Распределение вертикальной скорости (W , $10^{-4} \text{ см с}^{-1}$) на полигоне I на горизонтах 50 (а), 100 (б) и 150 м (в). Подъем вод на этом и последующих рисунках заштрихован. Жирная штриховая линия – ось максимальных скоростей подъема вод

Пассатного течения, и в своих максимумах не превышают $1,4 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ на ст. 3208 и 3207 и $1,9 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ (на ст. 3206 и 3193). Формирование этой области подъема связано с циклоническими круговоротами (Π_3 , Π_4).

Наличие двух областей подъема, соизмеримых с размерами полигона, свидетельствуют о том, что на синоптическом масштабе Южная Субэкваториальная Дивергенция может не только существенно отклоняться от зонального направления, но и иметь несколько ветвей. Наиболее обширная и интенсивная область опускания вод наблюдается в центральной части северной половины полигона. Максимальные скорости опускания ($3,5 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$) отмечаются на крайнем северном разрезе между ст. 3197 и 3196. Второй максимум скоростей опускания вод располагается между ст. 3210-3209 и 3215-3216 и составляет $2,1 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Положение этой области опускания приурочено к восточной периферии мощного циклонического круговорота Π_1 и западной периферии антициклона A_1 .

Вторая, менее интенсивная область опускания наблюдается на юго-восточной окраине полигона. Наибольшие скорости опускания в этой области ($1,8 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$) отмечаются между ст. 3230 и 3189. Она формируется в восточной половине циклонического круговорота Π_3 и на западной периферии антициклона A_2 . Опускание вод отмечается также на крайнем юго-западном участке полигона. Интенсивность опускания здесь наименьшая и не превышает $0,9 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ на ст. 3225 и 3226 (рис. 36, а). Формирование этой области опускания связано с антициклоническим меандром, который наблюдается в южной ветви Южного Пассатного Течения.

Характеризуя распределение вертикальных скоростей, отметим их постепенное увеличение с глубиной. На глубинах 300-600 м они достигают значения $10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Хотя горизонтальное распределение зон подъема и опускания вод с глубиной заметно меняется в соответствии со смещением и изменением интенсивности основных кинематических структур, некоторые крупномасштабные черты с глубиной сохраняются (рис. 36, б, в). На горизонтах 100 и 150 м обнаруживается обширная зона подъема в северо-западной части полигона, которая связана с циклоническим круговоротом Π_1 . В отличие от горизонта 50 м в южном направлении эта область подъема менее выражена и ее скорости заметно ослабевают. Вертикальные движения в восточной половине полигона с глубиной меняют знак (рис. 36, б, в, 37).

ПОЛИГОН II

Горизонтальная циркуляция. Основным элементом циркуляции вод на полигоне II является поток юго-западного направления, который появляется в северо-восточной части полигона. В районе ст. 3254 и 3255 он поворачивает на юг и, следуя почти в меридиональном направлении, пересекает южную границу полигона. Исходя из анализа литературных источников, этот поток можно интерпретировать как Северное Пассатное Течение. Его зональные скорости на поверхности достигают $60-80 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ на ст. 3274-3263, а меридиональные - почти $60 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ на ст. 3253-3254. Часть вод Северного Пассатного Течения южнее $4,5^\circ$ с.ш. поворачивает на восток, формируя мощный циклонический круговорот (Π_1). Восточный поток на его южной периферии можно рассматривать как проявление Экваториального Противотечения. Геострофические скорости этого течения на поверхности достигают $150 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ на ст. 3260-3261.

На северной периферии Северного пассатного течения формируются два антициклонических круговорота - A_1 и A_2 . Судить о полных размерах круговорота A_1 не представляется возможным, так как наблюдениями охвачена только южная его периферия. Интенсивность этого круговорота невелика, а геострофические скорости на поверхности его западной периферии не превышают $12 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ (рис. 38, а). Круговорот A_2 более полно охвачен наблюдениями. Его большая и малая оси соответственно составляют приблизительно 200 и 100 км.

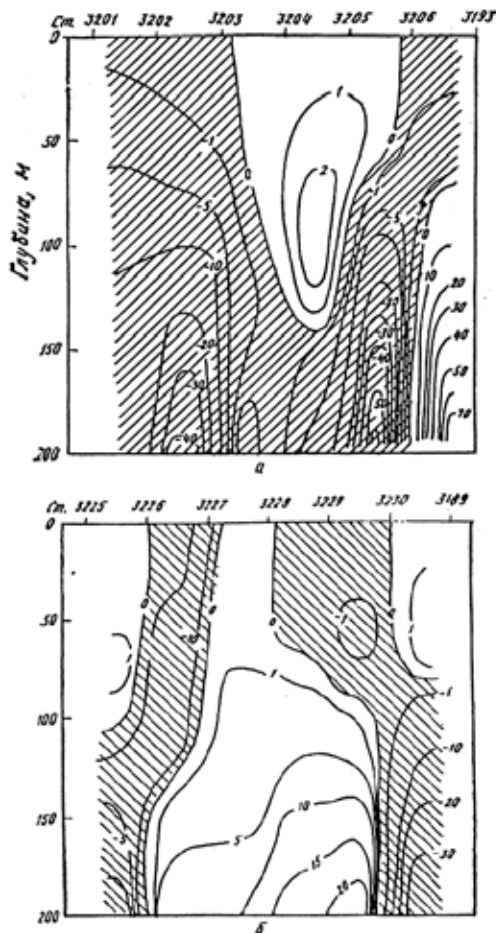


Рис. 37. Распределение вертикальной скорости (W , 10^{-4} см·с $^{-1}$) на разрезах полигона I: а – ст. 3201-3193; б – ст. 3225-3189

более простой характер, чем на I полигоне. В верхних слоях большая часть акватории занята подъемом вод, который связан с основной кинематической структурой на полигоне - крупномасштабным циклоническим меандром Северного Пассатного Течения. Максимальные скорости подъема ($4.3 \cdot 10^4$ см·с $^{-1}$) наблюдаются на южной периферии циклонического круговорота Ц $_1$, т.е. в зоне Экваториального противотечения на ст. 3256 и 3261. Области опускания располагаются по краям полигона (приурочены к западным перифериям антициклонических круговоротов А $_1$ и А $_2$) и по краям Северного Пассатного Течения.

Геострофические скорости на восточной периферии достигают 25 см·с $^{-1}$, на западной - 60 см·с $^{-1}$ (рис. 38).

Размеры циклонического круговорота Ц $_1$ к югу от Северного пассатного течения также трудно определить. Судя по охваченной наблюдениями восточной периферии, его широтная ось составляет более 100 км. Интенсивность круговорота Ц $_1$ по сравнению с другими небольшая, геострофические скорости более 100 см·с $^{-1}$.

Описанная выше схема динамического рельефа хорошо сохраняется от поверхности до глубины 50 м. На горизонте 100 м скорости Северного Пассатного Течения заметно ослабевают, меридиональная составляющая между ст. 3253 и 3254 не превышает 25 см·с $^{-1}$. Антициклонические круговороты А $_1$ и А $_2$ также ослабевают. Экваториальное противотечение и западная периферия циклонического круговорота Ц $_1$ по-прежнему хорошо выражены. На глубинах 150-200 м наблюдается дальнейшее ослабление циркуляции вод. Круговороты А $_1$ и А $_2$ практически разрушаются, градиентные скорости на их перифериях не превышают 20 см·с $^{-1}$ (рис. 38, а). Скорости Южного Пассатного Течения также уменьшаются до 10-15 см·с $^{-1}$ (рис. 38, б).

Вертикальные движения.

Распределение вертикальной скорости на II полигоне носит

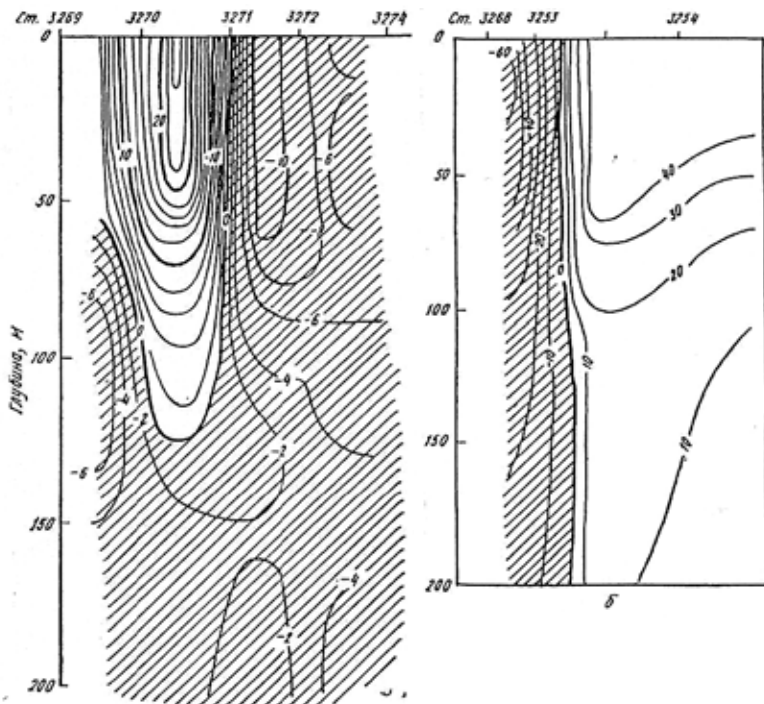


Рис. 38. Распределение меридиональной горизонтальной скорости ($\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$) на разрезах полигона II:
 а – ст. 3269-3274; б – ст. 3268-3263 (течения на юг заштрихованы)

Максимальные скорости опускания отмечаются на западном участке антициклона $A_2 - 2.6 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ (рис. 39, а).

На горизонте 100 м картина распределения вертикальных скоростей существенно изменяется. Большая часть акватории полигона, наоборот, занята нисходящими движениями. Две области подъема наблюдаются на северной и южной границах полигона. Наибольшие скорости опускания ($105 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$) отмечаются между ст. 3261 и 3256, подъема ($22.0 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$) - между ст. 3251 и 3258 (рис. 39, б).

На горизонте 150 м наблюдается аналогичное распределение вертикальных движений, за исключением северо-западного участка, где появляется небольшая область подъема вод (рис. 39, в).

Распределение вертикальных движений на разрезах (рис. 40, а) показывает, что на большей части акватории полигона вертикальная скорость ниже глубин 75-100 м изменяет знак на обратный, за исключением северо-восточной части полигона, где во всем 200-метровом слое наблюдается опускание вод (рис. 40, б).

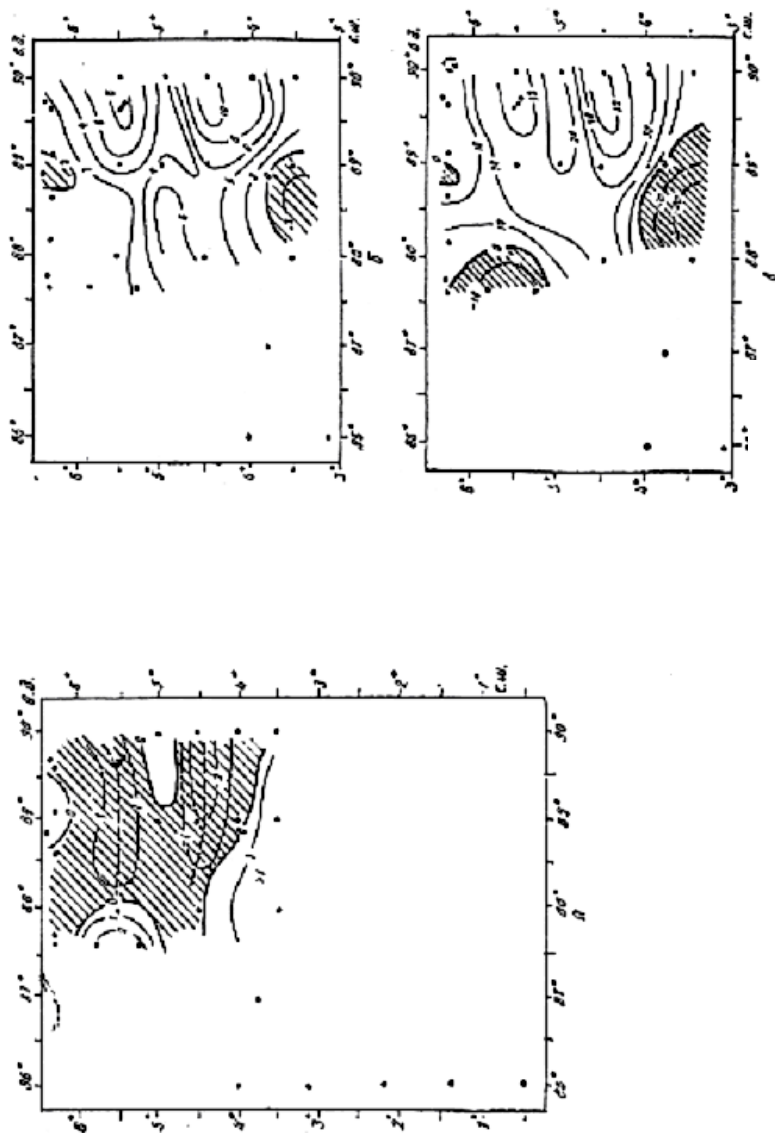


Рис. 39. Распределение скорости (W , $10^{-4} \text{ cm s}^{-1}$) на полигоне II на горизонтах 50 (а), 100 (б) и 150 м (в). Обозначения те же, что на рис. 36

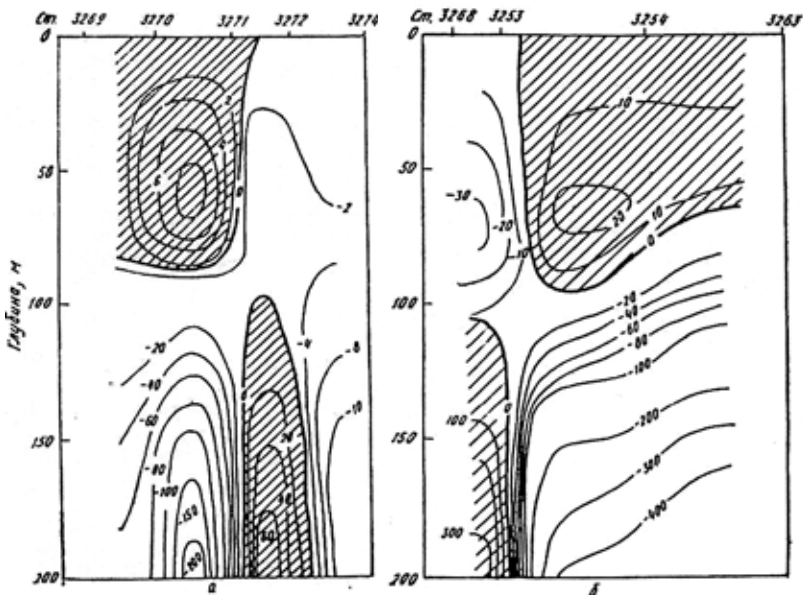


Рис. 40. Распределение вертикальной скорости (W , 10^{-4} $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$) на разрезах полигона II: а – ст.3269-3274, б – 3268-3263

3.4. СРАВНЕНИЕ ГЕОСТРОФИЧЕСКОЙ ЦИРКУЛЯЦИИ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ

Сравнение схемы циркуляции вод, полученной в период исследований 23 - го рейса НИС “Профессор Водяницкий”, с климатическими данными выявило ряд различий. Динамическая топография для зимнего сезона по климатическим данным показывает, что ось Южного Пассатного Течения располагается около $12-13^\circ$ ю.ш. В районе $65-66^\circ$ в.д. и $10-11^\circ$ ю.ш. наблюдается раздвоение этого течения, при этом справа ветви формируется крупномасштабный циклонический круговорот (Бурков, Нейман, 1977). В отличие от климатических данных наблюдения зимой 1987 г. показали, что ось Южного Пассатного Течения и его раздвоение значительно ближе к экватору - около $6-7^\circ$ ю.ш., а циклонический круговорот на северной периферии течения разбивается на серию круговоротов более мелкого масштаба. При этом наиболее крупные из них имеют циклоническое вращение (полигон I).

Севернее экватора в районе исследований, по климатическим данным, должен преобладать поток западного или западного северо-западного направления - Северное Пассатное Течение, а Экваториальное Противотечение формируется несколько южнее экватора (Бурков, Нейман, 1977). По фактическим данным, зимой 1987 г. основным элементом циркуляции на полигоне II является поток западного и юго-юго-западного направления, который в центральной части полигона поворачивает на юг. Этот поток интерпретируется нами как Северное Пассатное Течение. Таким образом, в отличие от климатического положения, Северное Пассатное Течение отклонилось в период ис-

следований на 45-90° влево. На северо-западе и юго-востоке наблюдались мощные антициклонический и циклонический круговороты. Другим важным отличием циркуляции вод на полигоне II от климатической ситуации является то, что Экваториальное противотечение, проявляющееся на южной периферии циклонического круговорота Ц₁, наблюдается севернее экватора. Отсутствие информации о развитии атмосферных процессов, а также длительных гидрологических наблюдений не позволяет определить является ли этот факт проявлением синоптической изменчивости или межгодовым отличием для зимнего сезона 1987 г.

Некоторые предположения об изменчивости гидрофизических полей на полигоне I можно сделать, сравнивая циркуляцию вод, полученную в январе - марте 1983 г. (14-й рейс НИС "Профессор Водяницкий"), с результатами исследований в феврале-марте 1987 г. (23 рейс НИС "Профессор Водяницкий"). Положение полигонов, выполненных южнее экватора, практически совпадает. Основной кинематической структурой на полигоне зимой 1983 г. был циклонический вихрь с центром на 9° ю.ш., 65° в.д. На его северной периферии в поверхностном слое действовало течение восточного направления (Экваториальное Протитовечение) со средней геострофической скоростью на поверхности океана 50 см·с⁻¹. Часть вод Экваториального Протитовечения разворачивалась в южном направлении, и следовала со средней скоростью 70 см·с⁻¹ по восточной периферии вихря вплоть 10° с.ш. Затем течение разделилось на две ветки, одна из которых развернулась на северо-запад и следовала в этом направлении вдоль южной периферии вихря со скоростью 50-60 см·с⁻¹. Вторая продолжала в пределах полигона следовать на юг до 11° ю.ш. (Плотников, 1986).

В результате анализа термохалинных полей В.А. Плотников (Плотников, 1986) приходит к выводу, что поток восточного направления на северной периферии циклонического вихря с осью примерно на 7-8° с.ш. (Ц₁) в результате синоптических изменений поворачивает на юг как Экваториальное Протитовечение.

Поток западного направления на южной периферии циклонического круговорота (9-10° с.ш.) В.А. Плотников и Ю.А. Артамонов (настоящая глава) однозначно не идентифицируют и считают его либо меандром протитовечения, либо Южным Пассатным Течением. Полоса распресненных вод в зоне этого потока может быть результатом распреснения местными осадками (Плотников, 1986).

Однако, анализ карт поверхностной солёности по климатическим данным показывает, что язык низкосолёных вод менее 34.5 ‰, вытянутый от восточной границы океана, достигает зимой 65° в.д. (Бурков, Нейман, 1977). Ось этого языка проходит по стержню Южного Пассатного Течения. В то же время сезонная изменчивость поля осадков в центральной приэкваториальной области Индийского океана, судя по поверхностной солёности, не даёт мощного локального распреснения. Поэтому, на наш взгляд, появление низкосолёных вод на южных окраинах полигонов зимой 1983 и 1987 гг., главным образом, результат выноса вод с востока, а несущий их поток - Южное Пассатное Течение.

Принципиальным различием двух съёмок является отсутствие в 1987 г. четко выраженного Экваториального Протитовечения. Хотя на полигоне наблюдаются южный поток на восточной периферии циклона Ц₁ и восточные потоки на южных перифериях антициклонов А₁ и А₂, солёность в которых повышена, что характерно для Экваториального Протитовечения, интерпретировать эту систему как его меандр весьма сложно. Формирование круговоротов Ц₁, А₁, А₂ связано в большей степени с синоптической изменчивостью Южного Пассатного Течения.

Съёмки 1983 и 1987 гг. различаются также положением Южного Пассатного Течения. Зимой 1987 г. основная струя течения располагалась примерно на 7° ю.ш., а после раздвоения его северная ветвь доходила почти до 4° ю.ш., тогда как в 1983 г. Южное Пассатное Течение севернее 9° ю.ш. не наблюдалось.

Таким образом, по результатам двух гидрологических съёмок, выполненных в разные годы, видны существенные различия в кинематической структуре вод, обусловлен-

ные синоптическими и межгодовыми вариациями гидрофизических полей. Однако в настоящее время недостаточно данных для надежного определения вклада каждой из составляющих изменчивости в общую картину.

Сравнение поля вертикальных движений показывает, что в обоих случаях области интенсивного подъема вод наблюдались в зоне Южного Пассатного Течения. Скорости вертикальных движений в 1987 г. были в несколько раз больше, что обуславливалось более интенсивной горизонтальной циркуляцией. Геострофические скорости в Южном Пассатном Течении в 1983 г. колебались в пределах $50\text{--}60\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ (Плотников, 1986), тогда как в 1987 г. они достигали $130\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$.

3.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основным элементом циркуляции вод на полигоне I являлось Южное пассатное течение, которое располагалось в южной и западной частях исследованной акватории. В районе $65\text{--}66^\circ$ в.д. это течение раздваивалось на более интенсивную струю с геострофическими скоростями до $130\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, которая поворачивала на северо-запад, и другую струю, направленную на запад, а затем на юго-запад, со скоростью около $40\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. На северной периферии Южного Пассатного Течения наблюдалась серия циклонических вихрей, характеризующих в целом положение Южной Субэкваториальной Дивергенции. Основная область подъема вод проходила через западные периферии циклонических вихрей, образуемых Южным Пассатным Течением. Южное Пассатное Течение по результатам исследований в 1987 г. располагалось на сотни миль ближе к экватору в отличие от климатических данных и материалов съемки 1983 г. Скорости в нем были в 1.5–2 раза выше, что обусловило более интенсивные вертикальные движения на полигоне.

Циркуляция вод на полигоне II формируется под действием Северного Пассатного Течения. Его геострофические скорости достигали $60\text{--}80\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Часть вод Северного Пассатного Течения южнее 4.5° с.ш. поворачивала на восток, формируя Экваториальное Противотечение со скоростями до $150\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. В верхнем 75–100-метровом слое основная часть акватории полигона занята подъемом вод, глубже преобладало опускание вод. Максимальные скорости вертикальных движений наблюдались в зоне Экваториального Противотечения.

СТРУКТУРА ПОЛЕЙ КИСЛОРОДА И БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ГИДРОХИМИЧЕСКОГО РЕЖИМА ВОДНЫХ МАСС ДИВЕРГЕНТНЫХ ПРИЭКВАТОРИАЛЬНЫХ ЗОН ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

4.1. ВВЕДЕНИЕ

Гидрохимические исследования в 23-м рейсе нис “Профессор Водяницкий” являлись частью комплексной программы работ, обеспечивающих по возможности более широкий набор сведений о среде, в которой функционируют экологические системы дивергентных приэкваториальных зон Индийского океана.

Как и в предыдущей комплексной экспедиции 14-го рейса нис “Профессор Водяницкий”, проведенной в январе-марте 1983 г., в качестве основных гидрохимических показателей в экспедиции 1987 г. были использованы растворенный кислород и минеральные формы фосфора (фосфаты) и азота (нитраты и нитриты). Аналогичной была и методика исследований. Так, работы проводились в феврале-марте на двух мезомасштабных полигонах между 7° ю.ш. и 7° с.ш. Перед полигонами выполнялись так называемые поисковые разрезы, а после полигонов – 2-суточные наблюдения в точках с фиксированными координатами.

Гидрохимические наблюдения проводили до глубины 1000 м на всех станциях полигонов и разрезов, а на двухсуточных станциях – до 500 м. Пробы воды отбирали с помощью кассеты пластмассовых батометров зондирующего комплекса МГИ-1102 («Исток-5») со стандартных горизонтов и путем прицельного отбора проб на границах и внутри слоя скачка температуры 30-литровым пластиковым батометром. Химический анализ проб осуществляли по общепринятым в морских учреждениях АН СССР методам (Методы..., 1978).

На большинстве станций инструментальным путем были получены профили кислорода с дискретностью информации по вертикали от 1 до 10 м. Конструктивные особенности применяемого датчика кислорода и алгоритм обработки первичной информации изложены в работе (Смирнов и др., 1985).

Согласно химико-океанографическому районированию Мирового океана (Иваненков и др., 1979), полигон I относится к западной части экваториального района, ст. 3244-3247, выполненные перед работами на полигоне II, - к восточной части экваториального района, а полигон II – к восточной части северного тропического района.

4.2. ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПРИЭКВАТОРИАЛЬНОГО РАЙОНА (ПОЛИГОН I)

Основные черты вертикальной структуры полей кислорода и фосфатов исследованного района хорошо проявлялись на субмеридиональном разрезе, выполненном между 2 и 9° ю.ш. (рис. 41).

В этом районе поверхностный слой 0-250 м занимает Экваториальная водная масса, которая формируется из двух поверхностных водных масс различного происхождения (Иваненков, Губин, 1960). Одна из них образуется в западной части Индийского океана, к северу от 5° ю.ш., в условиях повышенного испарения, особенно в районе Аравийского моря, и переносится в экваториальные области Экваториальным Противотечением. Другая водная масса образуется в восточной части океана и переносится в западную часть Южным Пассатным Течением.

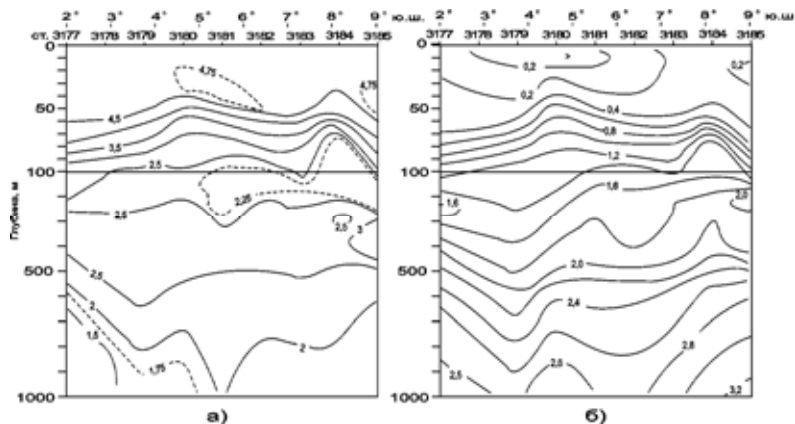


Рис. 41. Вертикальное распределение кислорода, $\text{мл} \cdot \text{л}^{-1}$ (а), и фосфатов, $\text{мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$ (б), на субмеридиональном разрезе в западной части приэкваториального района

Верхний, подверженный ветровому перемешиванию квазиоднородный слой на полигоне I менял свою толщину от 25-30 м в северо-западной части до 45-60 м на юго-западе. В этих же пределах изменялась толщина перемешанного слоя и на разрезе от экватора до начала полигона, однако характер изменений был обратным. Концентрация кислорода на поверхности и в слое варьировала от 4,5 до 4,8 $\text{мл} \cdot \text{л}^{-1}$ (рис. 41, а). Концентрация фосфатов на поверхности варьировала от 0,11 до 0,37 $\text{мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$, а во всем перемешанном слое – от 0,2 до 0,4 $\text{мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$ (рис. 41, б) с максимальными значениями на нижней границе слоя.

В переходном слое, или в слое скачка плотности, расположенном под верхним гомотенным слоем, концентрация кислорода снижалась от 4,6 до 2,5 $\text{мл} \cdot \text{л}^{-1}$. Здесь наблюдаются обычно максимальные вертикальные градиенты гидрохимических характеристик. Концентрация фосфатов в переходном слое возрастала с глубиной от 0,4 до 1,2 $\text{мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$. Дивергентные области, связанные с взаимодействием систем Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения, а также образованные в результате этого взаимодействия циклонические круговороты выделялись на разрезе по подъему изолиний кислорода и фосфатов в районе $5^{\circ}30'$ и $7^{\circ}08'$ ю.ш. (рис. 41). Характерной чертой нижней части Экваториальной водной массы, располагающейся под слоем скачка плотности до глубин примерно 250-300 м, является подповерхностный минимум кислорода с концентрациями менее 2,5 $\text{мл} \cdot \text{л}^{-1}$. Сравнение полученных на горизонте 200 м станции 3181 характеристик ($T = 14^{\circ}\text{C}$, $S = 35,1\text{‰}$, $\text{O}_2 = 2,10 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$, $\sigma_t = 26,2$ ед. усл. плотности) с осредненными характеристиками подповерхностного минимума кислорода, приведенными в работе (Wyrtky et al., 1971), показало, что наиболее вероятно для данного района источником вод с пониженной концентрацией кислорода являются Индонезийские моря. Аналогичный вывод был сделан ранее по данным исследований на субмеридиональном разрезе между $65-67^{\circ}$ в.д. и $6-13^{\circ}$ ю.ш. (Бордовский и др., 1981).

Концентрация фосфатов в слое подповерхностного минимума кислорода была в пределах от 1,4 до 2,0 $\text{мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$. Глубже слоя подповерхностного минимума, на глубинах 300-600 м субмеридионального разреза (рис. 41, а) располагался слой промежуточного максимума кислорода (2,5-3,0 $\text{мл} \cdot \text{л}^{-1}$), который используется океанологами в качестве трассера субтропических подповерхностных вод (Базыкин и др. 1979; Иваненков и др., 1979; Rochford, 1966; Zeiss, 1963). Подповерхностная субтропическая водная масса формируется в районе $35 - 42^{\circ}$ ю.ш. Здесь она заглубляется вдоль изопикнической поверхности $\sigma_t = 26,8$ до глубин более 500 м, а затем медленно поднимается в северном

направлении до глубин около 300 м в районе экватора. Когда при распространении на север содержание кислорода в максимуме становится меньше $1,0 \text{ млл}^{-1}$, он улавливается хуже или теряется вообще. Поэтому концентрацию $1,0 \text{ млл}^{-1}$ принимают за северную границу распространения промежуточного кислородного максимума (Wyrtky et al., 1971). Под ним с глубины 450-500 м концентрация кислорода снова падает от 2,5 до $2,0-1,4 \text{ млл}^{-1}$ на горизонте 1000 м, проявляя глубинный, основной минимум кислорода.

На глубинах 800-1000 м взаимодействуют воды с различным содержанием кислорода – глубинная Североиндийская и промежуточная Субантарктическая водные массы (Иваненков, Губин, 1960; Gupta et al., 1976). В северной половине разреза наблюдались более соленые и теплые воды североиндийского происхождения, отличающиеся пониженной концентрацией кислорода, а в южной половине разреза – воды с O_2 , T , S характеристиками, близкими к характеристикам ядра промежуточной Субантарктической водной массы, приведенным в работе (Wyrtky et al., 1971).

Содержание фосфатов глубже слоя подповерхностного минимума кислорода увеличивалось на разрезе относительно монотонно до $2,8-3,2 \text{ мкг-атл}^{-1}$ на глубине 1000 м (рис. 41, б). Субантарктические промежуточные воды (южная часть разреза) имели более высокую концентрацию фосфатов по сравнению с глубинными североиндийскими водами.

Вертикальная структура полей кислорода и фосфатов. Гидрологические исследования в районе полигона I показали, что Экваториальное Противотечение и Южное Пассатное Течение взаимодействуют друг с другом не как два отдельных потока, а как системы разнонаправленных потоков. Сложная динамика вод обуславливает различия, проявляющиеся в вертикальной структуре полей кислорода и фосфатов на широтных и меридиональных разрезах (рис. 42, а - г).

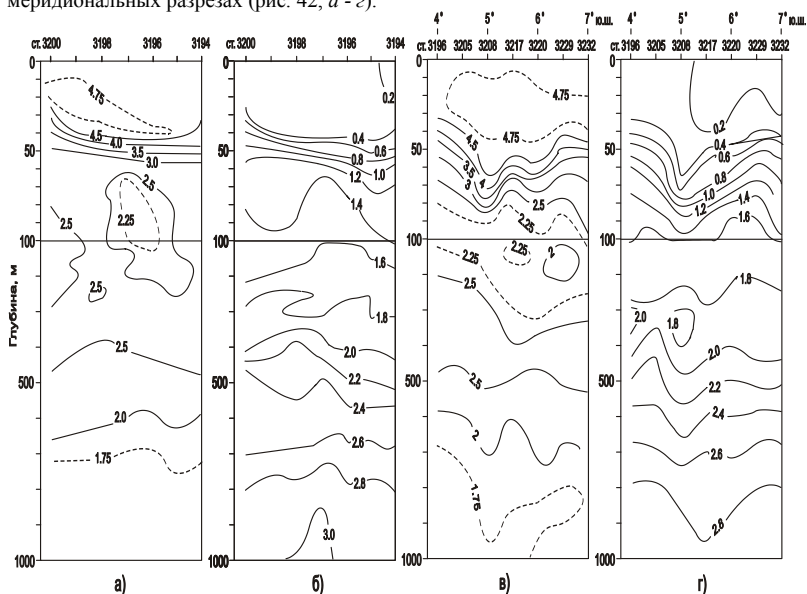


Рис. 42. Вертикальное распределение кислорода, мл-л^{-1} (а, в), и фосфатов, мкг-атл^{-1} (б, г), на широтном разрезе полигона I по 4° ю.ш. (а, б) и на меридиональном разрезе по $66^\circ 30'$ в.д. (в, г)

Разрез по 4° ю.ш. ограничивал полигон I с севера. По сравнению с другими разрезами структура полей кислорода и фосфатов на нем была менее сложной, так как верхний, перемешанный слой имел почти по всему разрезу одинаковую толщину, около 40 м, и лишь на периферийных участках она уменьшалась до 20 м. Область максимальных концентраций кислорода (более 4,75 мл·л⁻¹) в этом слое была более обширной на меридиональном разрезе по 66°30' в.д. по сравнению с широтным разрезом. Подповерхностный минимум кислорода со значениями меньше 2,25 мл·л⁻¹ выделялся в центральной части широтного разреза в виде ядра толщиной около 40 м. В остальной части разреза концентрация кислорода в этом слое была выше.

На меридиональном разрезе подповерхностный минимум кислорода прослеживался в виде непрерывного слоя, что указывает на преобладание меридионального переноса обедненных кислородом вод в районе полигона I. Слой промежуточного максимума кислорода с концентрациями более 2,5 мл·л⁻¹ был более развитым на широтном разрезе, т.е. в северной части полигона. На глубинах 700-1000 м широтного разреза концентрация кислорода в среднем была ниже, что характерно для Севериндийской глубинной водной массы. Более заметная на меридиональном разрезе изменчивость положения изооксиген по вертикали между 5 и 6° ю.ш. свидетельствует о повышенной динамической активности в районе приэкваториальной дивергенции. Аналогичные области подъема и опускания изолиний наблюдались и в поле фосфатов (рис. 42, б, г). В отличие от широтного разреза на меридиональном разрезе область с минимальным содержанием фосфатов в верхнем, перемешанном слое занимала почти всю южную половину разреза.

Горизонтальная структура полей кислорода и фосфатов. Рассмотрение отмеченных выше неоднородностей структуры полей кислорода и фосфатов на акватории полигона I (рис. 43) позволяет выделить характерные для периода съемки области.

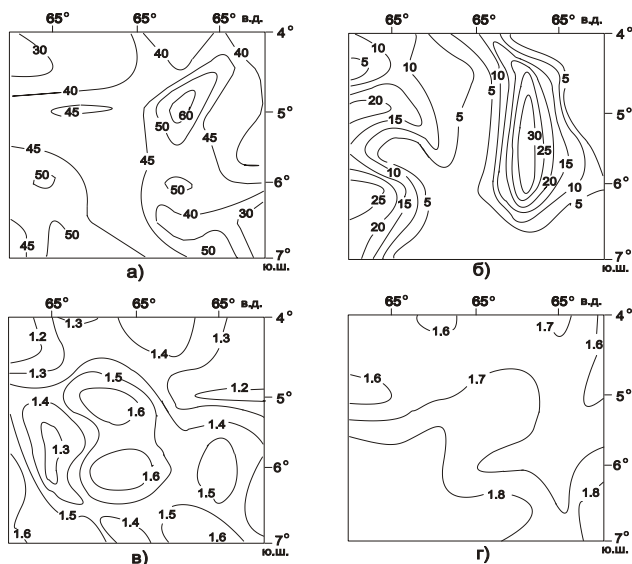


Рис. 43. Распределение по полигону I толщины слоя, м, с насыщением кислородом не менее чем на 100% (а) и более 105 % (б); фосфатов, мкг-ат·л⁻¹, на нижней границе пикноклина (в) и кислорода, мл·л⁻¹, на горизонте 1000 м (г)

Так, мощность насыщенного на 100% и более верхнего однородного слоя менялась на полигоне от 20 до 68 м (рис. 43, а). Минимальная толщина слоя (меньше 30 м) наблюдалась в циклонических зонах на северо-западном и юго-восточном углах полигона, а максимальная (больше 50 м) - в виде ограниченной области в районе 5° ю.ш. восточной части полигона, где находился мощный антициклон, и на отдельных, менее мощных антициклонах южной части полигона. Минимальные значения соответствовали областям поднятия слоя пикноклина, а максимальные – областям его опускания. Пересыщение кислородом верхнего гомогенного слоя отмечалось почти на всех станциях полигона, однако, при этом выделялись области с максимальным пересыщением. На рис. 43, б показано распределение по полигону толщины слоя с насыщением кислородом 105% и более. Области максимального пересыщения толщиной больше 10 м были вытянуты в меридиональном направлении между 66 и 67° в.д. и вдоль западной границы полигона. Эти области соответствуют затоку аравийских вод с Экваториальным Противотечением. Сравнение рис. 43, а, б и в показывает, что наиболее активные с точки зрения фотосинтезирующей деятельности фитопланктона районы соответствовали границам дивергентных зон с наибольшей толщиной верхнего, перемешанного слоя, а также периферийным участкам областей повышенного содержания фосфатов на нижней границе пикноклина.

Слой подповерхностного минимума кислорода с концентрациями меньше 2,25 мл^л⁻¹ и толщиной более 100 м выделялся в южной половине полигона в виде полосы, вытянутой с юго-востока на северо-запад. Слой промежуточного максимума кислорода с концентрацией более 2,5 мл^л⁻¹ и толщиной более 200 м наблюдался в основном в северной половине полигона. Возможно, источником вод с повышенным содержанием кислорода на полигоне I были воды, приносимые с запада восточной ветвью Сомалийского Течения (Бордовский и др., 1981).

Характер распределения кислорода в слое основного минимума (рис. 43, в) отражает процесс взаимодействия распространяющейся к югу глубинной Североиндийской водной массы с промежуточными субантарктическими водами, имеющими более высокое содержание кислорода.

4.3. ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В ВОСТОЧНЫХ ЧАСТЯХ ЭКВАТОРИАЛЬНОГО И СЕВЕРНОГО ПРИЭКВАТОРИАЛЬНОГО РАЙОНОВ (ПОЛИГОН II)

Разрез по 86° в.д. пересекал северную часть экваториального района и южную часть северного приэкваториального района от 1° ю.ш. до 4° с.ш. (рис. 44).

Верхний, перемешанный слой был насыщен кислородом по всему разрезу в среднем на 103-104%, хотя максимальные величины насыщения на отдельных станциях достигали 107%. Нижняя граница верхнего, перемешанного слоя совпадала с изооксигеной 4,5 мл^л⁻¹ (рис. 44, а). Толщина слоя менялась от 20 м в районе экватора до 60 м на северной оконечности разреза.

Переходный слой по основным параметрам также различался между южной и северной частями разреза. В экваториальной области, где была отмечена минимальная толщина верхнего слоя, переходный слой отличался минимальными градиентами по вертикали. Слой скачка здесь был сильно размыт, тогда как в северной части разреза наблюдался резкий оксиклин. Области поднятия переходного слоя в районе 3° и 0°30' с.ш. отражали процессы взаимодействия трех разнонаправленных потоков. По результатам гидрологических исследований в верхнем слое (0-100 м) в южной и северной частях разреза были отмечены потоки западного направления, связанные с системой Южного Пассатного и Северо-Восточного Муссонного Течений, а в центральной части разреза – поток восточного направления, идентифицированный как ветвь Экваториального Противотечения (см. гл. 2).

Глубже переходного слоя вплоть до 1000 м вертикальная структура поля кислорода северного субэкваториального района отличалась от типично экваториальной структуры прежде всего пониженным содержанием кислорода. Так, слой подповерхностного минимума на глубинах 100-200 м выделялся концентрациями кислорода менее $1,0 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ по сравнению с найденными на полигоне $1-2,25 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. Промежуточный максимум кислорода выделялся концентрациями около $1,5 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ ($2,5 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ на полигоне I). В слое 800-1000 м концентрация кислорода в североиндийской глубинной воде была примерно на $1 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ ниже, чем на полигоне I.

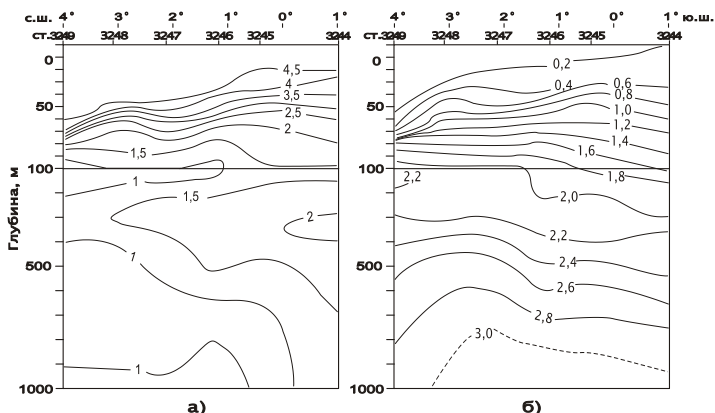


Рис. 44. Вертикальное распределение кислорода, $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}$ (а), и фосфатов, $\text{мкг}\cdot\text{ат}\cdot\text{л}^{-1}$ (б), на разрезе по 86° в.д. в восточных частях экваториального и северного приэкваториального районов

Взаимное расположение языков подповерхностного минимума и промежуточного максимума на рис. 44, а показывает, что в районе от экватора до $3-4^\circ$ с.ш. идет интенсивная взаимная трансформация различающихся водных структур – экваториальной и бенгальской, для которой характерны низкие концентрации кислорода.

В поле фосфатов (рис. 44, б) главное отличие северного тропического района от экваториального так же, как и в поле кислорода, заключалось в абсолютных концентрациях. Исключая верхний, перемешанный слой, где концентрации фосфатов были примерно одинаковы в обоих районах, во всей остальной водной толще до глубины 1000 м в северном тропическом районе их концентрация была примерно на $0,2 \text{ мкг}\cdot\text{ат}\cdot\text{л}^{-1}$ выше, чем в экваториальном районе.

Особенностью распределения фосфатов в верхнем слое является близкое расположение к поверхности концентраций выше $0,2 \text{ мкг}\cdot\text{ат}\cdot\text{л}^{-1}$ в районе экватора.

Вертикальная структура полей кислорода и фосфатов. Из двух наиболее обеспеченных станциями разрезов для рассмотрения вертикальной структуры полей кислорода и фосфатов был использован разрез по 89° в.д., пересекающий полигон II примерно посередине (рис. 45).

На полигоне II верхний, перемешанный слой был в среднем тоньше, чем на той же широте расположенного западнее разреза по 86° в.д., возможно, из-за более размытого переходного слоя. Насыщение кислородом верхнего слоя находилось на разрезе по 86° в.д. в пределах от 100 до 107%. От 100 до 900 м концентрация кислорода была близкой к $1,0 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. На этом фоне на промежуточных глубинах (200-400 м) выделялся слой промежуточного максимума с концентрациями, несколько превышающими $1,0 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ (рис.

45, а). Как уже упоминалось ранее, эта концентрация была условно принята за северную границу распространения субтропических подповерхностных вод (Wyrky et al., 1971).

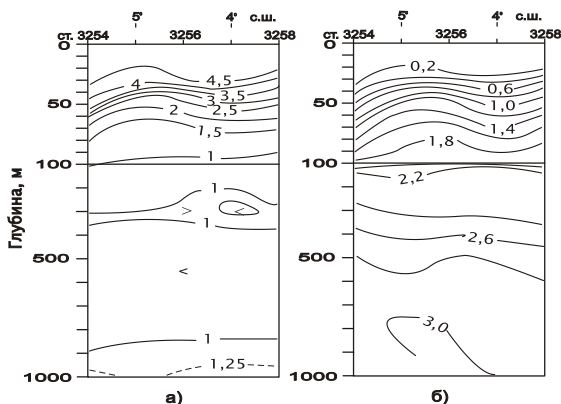


Рис. 45. Вертикальное распределение кислорода, мл·л⁻¹ (а), и фосфатов, мкг·ат·л⁻¹ (б), на разрезе по 89° в.д.

Характер распределения фосфатов в слое 0-100 м (рис.45, б) аналогичен таковому в районе 1° с.ш. (см. рис. 44, б). В слое 100-1000 м концентрация фосфатов на полигоне II была примерно на 0,2 мкг·ат·л⁻¹ выше, чем на экваторе. Разница в содержании фосфатов между двумя полигонами, исключая верхний слой, достигала в среднем 0,4-0,5 мкг·ат·л⁻¹ за счет сильного влияния на район полигона II вод бенгальской структуры с более высокими концентрациями фосфатов.

Горизонтальная структура полей кислорода и фосфатов. Горизонтальное распределение некоторых характеристик поля кислорода по площади полигона II показано на рис. 46.

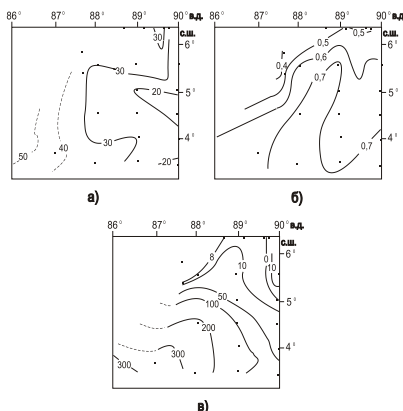


Рис. 46. Распределение на полигоне II толщины слоя, м, с насыщением кислородом не менее 100 % (а); концентрации кислорода, мл·л⁻¹, в ядре подповерхностного минимума кислорода (б); толщины слоя, м, промежуточного максимума (> 1,0 мл·л⁻¹) кислорода (в).

Как видно из рис. 46, *а*, максимальной мощностью верхнего, перемешанного слоя (больше 50 м) отличался юго-западный сектор полигона, а минимальной (меньше 20 м) – район между 3 и 5° с.ш. на восточной периферии полигона. Эти области соответствуют зонам конвергенции и дивергенции, связанным с особенностями циркуляции вод (см. гл. 2).

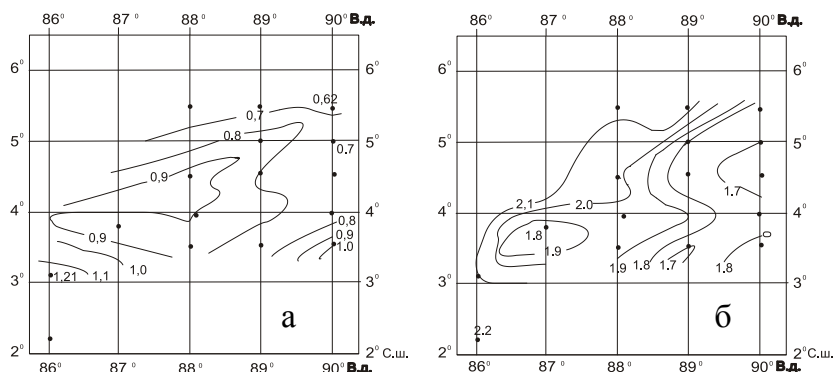


Рис. 47. Содержание кислорода, мл·л⁻¹: *а* – под слоем термоклина (39 ÷ 105 - 200 м); *б* – в слое 0 - 200 м

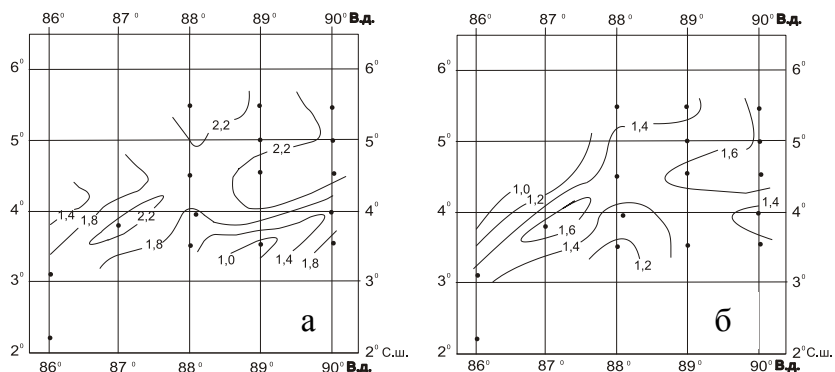


Рис. 48. Содержание фосфатов (P-PO₄), мкг-ат·л⁻¹: *а* – под слоем термоклина (39 ÷ 105 - 200 м); *б* – в слое 0 - 200 м

Распределение абсолютных концентраций кислорода в ядре подповерхностного минимума (рис. 46, *б*) показывает, что в пределах полигона происходило быстрое уменьшение концентрации кислорода в направлении к Бенгальскому заливу. Характерный изгиб изооксигены 0,7 мл·л⁻¹ позволяет предположить, что взаимодействие вод Бенгальского залива с экваториальными водами в подповерхностном слое протекало интенсивнее вдоль оси юго-запад – северо-восток. Такое же направление проявляется на карте, иллюстрирующей трансформацию толщины слоя промежуточного максимума кислорода, выделенного по концентрациям выше 1,0 мл·л⁻¹ (рис. 46, *в*).

Слой промежуточного максимума кислорода, имея толщину более 300 м в юго-западной части полигона, практически исчезал в его северо-восточной части. Вероятной

причиной такого положения оси, вдоль которой шло взаимодействие водных масс, могло быть влияние Северо-Восточного Муссонного течения, направленного на юго-запад. Кроме того, мощный циклон и зона дивергенции, расположенные в восточной части полигона II, очевидно, способствовали подъему всех слоев по вертикали и уменьшению толщины слоя промежуточного максимума кислорода.

Распределение кислорода на полигоне II в толще 0-200 м по отдельным слоям (рис. 47 а, б) характеризуется понижением его содержания в циклоническом круговороте в восточной половине полигона, что согласуется с выявленным ранее направлением изменений концентрации кислорода.

Для распределения фосфатов (рис. 48 а, б) характерна обратная картина.

4.4. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА КИСЛОРОДА И БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Полигон I. Наблюдения проводились на ст. 3243 в точке с координатами $4^{\circ}20'$ с.ш., $65^{\circ}00'$ в.д. в дрейфе. Продолжительность наблюдений составила 48 ч. Кислород и фосфаты определялись каждые 3 ч, а нитраты и нитриты – каждые 6 ч. Ниже представлены результаты анализа вертикальной структуры полей кислорода в слое 0-500 м и биогенных элементов в слое 0-200 м.

Кислород. Анализ вертикальной структуры кислорода на 2-суточной станции проводился по данным канала кислорода комплекса МГИ-4102 (“Исток-5”). В изменении толщины верхнего, перемешанного слоя в течение первых суток наблюдений прослеживались шестичасовые колебания, которые отражали колебания всего слоя скачка от 50 до 100м (рис. 49, а)

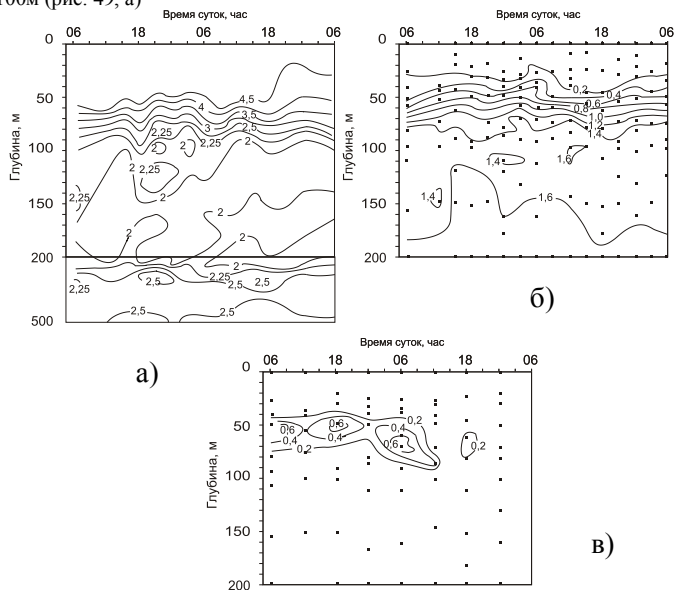


Рис 49. Вертикальное распределение кислорода, $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}$ (а), фосфатов, $\text{мкг}\cdot\text{ат}\cdot\text{л}^{-1}$ (б), и нитритов, $\text{мкг}\cdot\text{ат}\cdot\text{л}^{-1}$ (в), на 2-суточной ст. 3243 (полигон I).

Это хорошо видно по волнообразному ходу изолиний кислорода от 4,5 до 2,5 мл^л⁻¹. В течение вторых суток наблюдалась сначала девятичасовая волна, а затем - полусуточная. На полусуточной волне заметно размывание верхней границы слоя окислина. Изолиния 4,5 мл^л⁻¹, которая, как видно, ограничивает верхний, перемешанный слой снизу, поднялась с глубины 50 м до 18 м. В подповерхностном слое от 100 до 200 м показательно изменения толщины слоя подповерхностного минимума кислорода (менее 2,0 мл^л⁻¹), которая менялась в пределах от 15-40 до 70-100 м с полусуточным периодом. При этом весь слой поднялся за двое суток примерно на 50 м. На вторые сутки под этим слоем появился второй слой с такими же пониженными концентрациями кислорода. Аналогичные, но в противофазе изменения происходили и с толщиной слоя промежуточного максимума кислорода на глубинах 250-500 м. Полусуточный ритм увеличения и уменьшения толщины слоя нарушался только на двух последних сроках наблюдений.

Биогенные элементы. Изменения в распределении фосфатов в слое повышенных градиентов их концентраций не показывают такого четкого чередования областей подъема и опускания с периодом 6 ч, которое наблюдалось в окислине (рис. 49, б). По фосфатам картина выглядит более сглаженной, возможно, по той причине, что она получена по данным батометрических серий, выполненных к тому же с большой неравномерностью отбора проб по вертикали. Подъем верхней границы слоя скачка плотности с возможным выносом повышенных концентраций фосфатов в верхний, перемешанный слой отмечался в начале вторых суток наблюдений. В подповерхностном слое, на глубинах 80-200 м, можно выделить колебания толщины слоя с концентрациями фосфатов от 1,4 до 1,6 мкг-атл⁻¹, соответствующие колебаниям толщины слоя подповерхностного минимума кислорода, т.е. примерно с полусуточным периодом.

Данные по нитратам и нитритам дают еще более сглаженную картину, поскольку к неравномерности отбора проб по вертикали добавляется уменьшенная вдвое дискретность наблюдений во времени. В верхнем, перемешанном слое нитраты практически отсутствовали. Минимальная концентрация (1 мкг-атл⁻¹) наблюдалась над верхней границей слоя скачка плотности. В самом слое скачка концентрация нитратов резко возрастала до 15-20 мкг-атл⁻¹. Глубже, в подповерхностном слое, во время четырех сроков наблюдений с дискретностью 6 ч наблюдалась область максимальных значений с концентрациями 25 - 30 мкг-атл⁻¹. Вынос нитратов в верхний квазиднородный слой вследствие поднятия слоя скачка плотности был возможен в период выполнения утренней серии (6 ч) вторых суток. Отсутствие нитратов в верхнем слое фотосинтеза можно рассценивать как фактор, лимитирующий развитие фитопланктона.

Нитриты обнаруживались только в слое скачка плотности на глубинах 40-90 м (рис. 49, в). В течение первых полутора суток их концентрация в максимуме сначала достигла 0,8 мкг-атл⁻¹, а затем снизилась до 0,6 мкг-атл⁻¹. Во время двух последних серий наблюдений нитриты практически не обнаруживались во всем наблюдаемом слое. В возникновении ядер повышенного содержания нитритов наблюдалась полусуточная цикличность. Вспышки содержания нитритов в слое скачка происходили в 6- и 18-часовые сроки наблюдений.

Полигон II. Наблюдения проводились на ст. 3265 в точке с координатами 5°32' с.ш., 89°43' в.д. в дрейфе. Продолжительность и дискретность наблюдений были такими же, как и на полигоне I.

Кислород. Структура поля кислорода также анализировалась по данным канала кислорода комплекса МГИ-4102 (рис. 50, а). В среднем толщина насыщенного кислородом верхнего, перемешанного слоя составляла 29 м с экстремальными значениями, равными 22 и 41 м. Средняя величина насыщения кислородом вод верхнего слоя была равной 103%. Максимальные значения от серии к серии колебались в пределах 103-106%. Как и на двухсуточной станции полигона I, на ст. 3265 наблюдались 6- и 12-часовые периоды в колебаниях слоя скачка плотности. В основном это касается первых суток наблюдений, так как на вторые сутки выделить какую бы то ни было периодичность в слое 0-200 м было трудно. Так же, как и на полигоне I, заслуживает внимания периодическая изменчивость толщины слоя подповерхностного минимума кислорода.

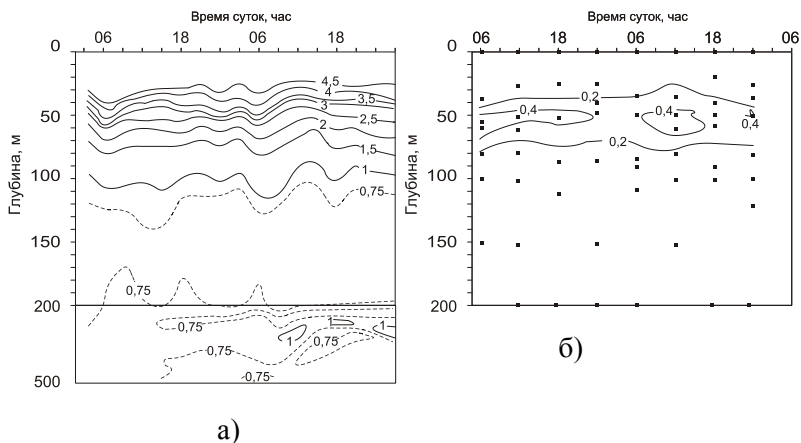


Рис. 50. Вертикальное распределение кислорода, мл л^{-1} (а), и нитритов, мкг ат л^{-1} (б), на 2-суточной ст. 3265 (полигон II)

Слой промежуточного максимума, который наиболее четко показывал на полигоне I полусуточный ритм своего расширения и сжатия, на полигоне II практически отсутствовал в силу особенностей вертикальной структуры поля кислорода в этом районе.

Биогенные элементы. В поле фосфатов картина представляется хаотической. В верхней части слоя скачка плотности волнообразного хода изолиний почти не наблюдалось, возможно, из-за больших промежутков между глубинами отбора проб. При интерполяции глубины залегания той или иной изолинии происходит сглаживание экстремумов. Максимальные амплитуды изменения по вертикали глубин залегания изолиний фосфатов наблюдались в слое 100-150 м (по кислороду – в слое 100-200 м). Выноса повышенных концентраций фосфатов в верхний, перемешанный слой не наблюдалось. Здесь следует отметить, что абсолютные концентрации фосфатов в верхнем слое были меньше, чем на полигоне I.

Нитраты, как и на полигоне I, отсутствовали в верхнем слое, за исключением срока 06 ч вторых суток наблюдений, когда концентрация $0,12 \text{ мкг ат л}^{-1}$ была зафиксирована на поверхности. В силу тех же причин, что и на полигоне I, картина изменений во времени поля нитратов получилась сглаженной. Концентрации нитратов в слое скачка плотности такие же, как и на полигоне I ($1\text{--}20 \text{ мкг ат л}^{-1}$). Однако глубже, в слое 100-150 м, они были примерно на $10\text{--}12 \text{ мкг ат л}^{-1}$ выше, чем в том же слое полигона I. Максимальные величины на горизонте 100 м различались между полигонами также на $10\text{--}15 \text{ мкг ат л}^{-1}$.

Нитриты присутствовали в слое скачка плотности в течение всего двухсуточного периода наблюдений (рис. 50, б). Их концентрация в ядрах была на $0,1 \text{ мкг ат л}^{-1}$ меньше, чем на первой двухсуточной станции. Ни выше, ни ниже слоя скачка плотности нитриты не обнаруживались.

4.5. МЕЛКОМАСШТАБНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КИСЛОРОДА

Исследованиями, проведенными в различных районах Атлантического и Тихого океанов (Булгаков и др., 1988; Романов и др., 1982; Стунжас и др., 1980; Kuzmenko, 1985), была выявлена высокая информативность непрерывных профилей кислорода.

Для Индийского океана подобные работы нам не известны, поэтому получение такой информации представляло особый интерес.

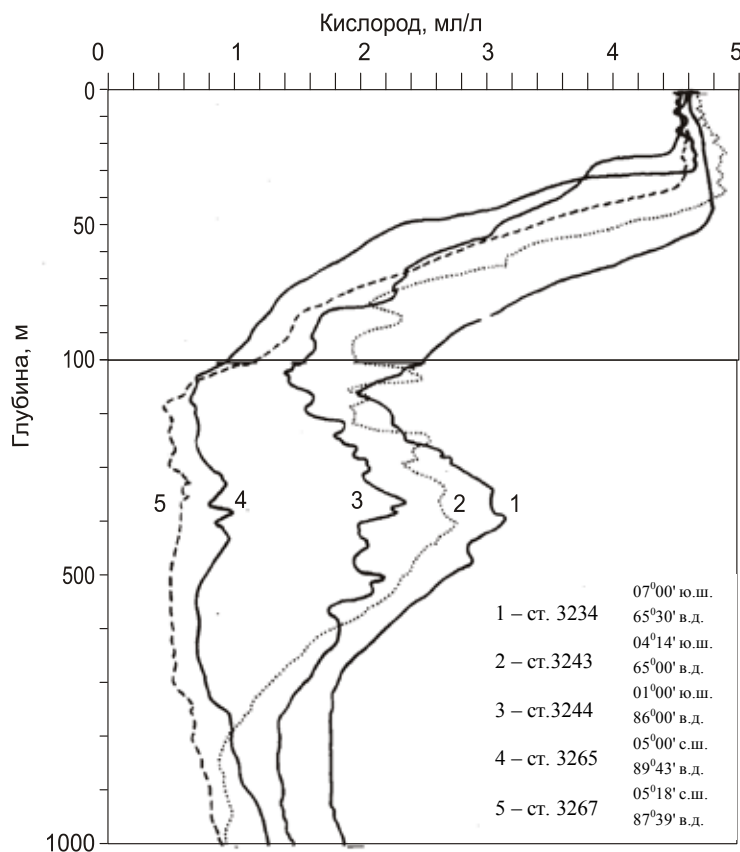


Рис. 51. Типичные для различных районов Индийского океана вертикальные профили кислорода: 1, 2 – западная часть южного приэкваториального района; 3 – восточная часть экваториального района; 4, 5 – восточная часть северного тропического района

Как было показано в предыдущих разделах, исследованные районы имели заметные различия в содержании кислорода в характерных слоях водной толщи 0-100 м. При этом наиболее высокая частота тонкоструктурных особенностей по вертикали наблюдалась в переходном слое, характеризующемся максимальными вертикальными градиентами кислорода и других гидрохимических и гидрофизических параметров. Наименее градиентные участки профилей кислорода характерны для нижней части исследованной толщи. В связи с этим были выбраны неодинаковые для различных слоев вертикальные масштабы осреднения первичной информации, полученной в 23-м рейсе нис “Профес-

сор Водяницкий” от каналов кислорода, температуры и электропроводности зондирующего комплекса МГИ 4102. Так, для слоя 0-100 м информация усреднялась в интервале 1 м, для слоя 100-500 м – в 5-метровом интервале, а для слоя 500-1000 м – в 10-метровом интервале. На рис. 51 приведены типичные для исследованных районов тропической зоны Индийского океана вертикальные профили кислорода, полученные с помощью зондирующей аппаратуры.

Вертикальные профили кислорода в разных районах отличаются, прежде всего, абсолютными значениями его концентрации в определенных слоях. Так, пониженным содержанием кислорода отличалась вся исследуемая толща вод восточной части северного тропического района (рис. 51, кривые 4,5). Характерный для более южных районов промежуточный максимум кислорода здесь практически отсутствовал, поэтому слой минимума был непрерывным уже с глубин более 100 м. Станции восточного экваториального (рис. 51, кривая 3) и западной части южного приэкваториального (рис. 51, кривые 1, 2) районов отличались рельефно выделяющимся слоем максимума кислорода на глубинах 200-600 м. Именно этот слой отличался наибольшим количеством перемещающихся прослоек с относительно повышенным и пониженным содержанием O_2 . Толщина слоев варьировала от 10 до 50 м. Различия в концентрациях между прослойками составляли 0,1-0,5 мл l^{-1} . Тонкие прослойки толщиной не более 5 м, различающиеся по концентрации кислорода не более чем на 0,1 мл l^{-1} , наблюдались и в верхнем, насыщенном кислородом слое.

Относительно более сложной оказалась мелкомасштабная структура профиля O_2 в переходном слое, отделяющем верхний, перемешанный слой от слоя подповерхностного минимума O_2 . В связи с этим представляло интерес сопоставить структуры слоев скачка кислорода и температуры в различных районах тропической зоны океана. В качестве критериев для выделения слоя скачка O_2 служили вертикальный отрицательный градиент его концентрации, достигший величины 0,05 мл $l^{-1}m^{-1}$, и условие, что слой расположен между верхним, насыщенным кислородом слоем и слоем подповерхностного минимума кислорода. Для слоя скачка температуры был взят вертикальный отрицательный градиент $>0,1^{\circ}Cm^{-1}$, так как на некоторых станциях градиенты более 0,05 $^{\circ}Cm^{-1}$ наблюдались и у поверхности.

Как показано на рис. 52, распределение по вертикали градиентов температуры и кислорода в слое 0-150 м в исследованных районах было неоднородным. Слой скачка кислорода и температуры состоял из чередующихся прослоек с повышенными и пониженными градиентами, т.е. по мере увеличения глубины концентрация кислорода под верхним, перемешанным слоем и температура убывали скачкообразно. При этом в большинстве случаев обнаружено качественное сходство характера происходящих в профилях температуры и кислорода изменений. Количество пиков менялось от 2-3 до 15-20, а толщина – от 1 до 15 м. Максимальные значения градиентов кислорода достигали 0,56 мл $l^{-1}m^{-1}$, а температуры – 0,91 $^{\circ}Cm^{-1}$. Среди профилей приведенных на рис. 52 градиентов можно выделить относительно плавные, с небольшим числом пиков, как на ст. 3222 и 3234, и сильно изрезанные, с многочисленными пиками повышенных градиентов, как, например, на ст. 3243 -5, 3245 и 3248.

Прямой пропорциональной зависимости между амплитудами градиентов кислорода и температуры в исследованных районах не наблюдалось. Вместе с тем относительно высокие градиенты кислорода – порядка 0,2 мл $l^{-1}m^{-1}$, как правило, соответствовали обнаруженным на тех же горизонтах или несколькими метрами выше высоким значениям градиентов температуры. Возможно, что в формировании структур слоев скачка температуры и кислорода основную роль играют одни и те же физические факторы.

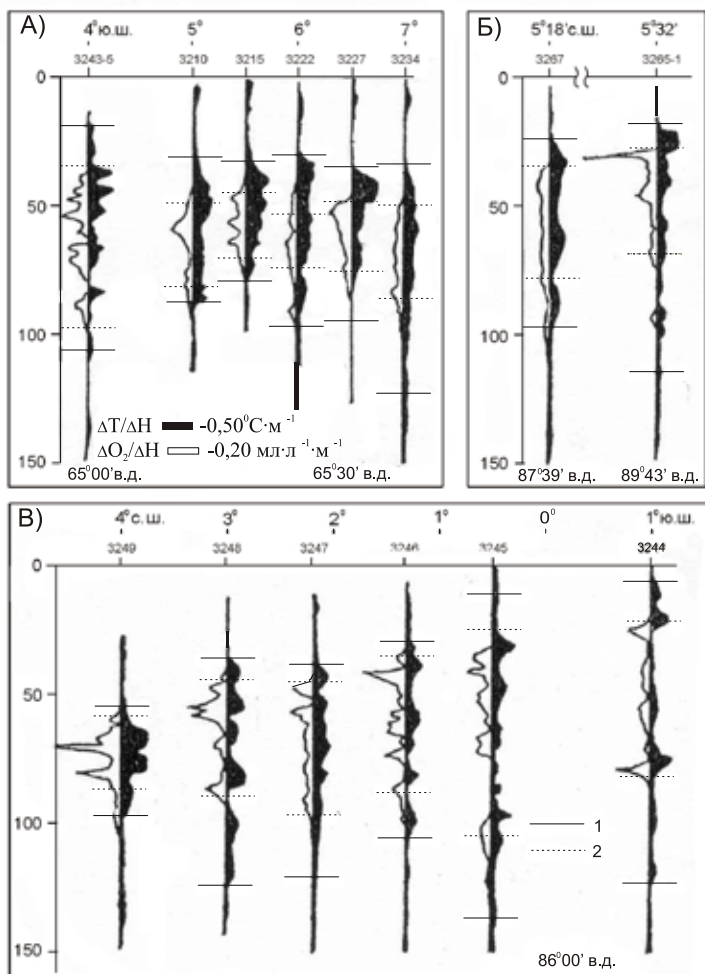


Рис. 52. Вертикальная структура градиентов температуры и кислорода в верхнем слое на отдельных станциях районов полигона I (а), полигона II (б) и восточной части экваториальной зоны океана (в).

Затушеванные области (справа от вертикальной оси) показывают изменения по вертикали градиентов температуры, а незатушеванные (слева) – градиентов кислорода на каждой станции; масштабы градиентов температуры и кислорода показаны в виде отрезков на поле рис. 12 а; 1 – границы слоя скачка температуры; 2 – границы слоя скачка кислорода

По данным меридиональных разрезов через западную и восточную части экваториальной зоны (рис. 52, а, б, в) явной тенденции в изменении толщины слоев скачка кислорода и температуры в зональном направлении не наблюдалось. В среднем более мощным слоем скачка кислорода отличались северная и южная части полигона I (ст. 3243, 3234) и экваториальный район восточной части океана (ст. 3244, 3245, 3265).

Наблюдения на двухсуточных станциях показали синбатность колебаний пиков наибольших градиентов кислорода и температуры с изопикническими поверхностями, ограничивающими слой скачка. Кроме того, были отмечены случаи перераспределения абсолютных максимумов между верхними и нижними пиками наибольших градиентов.

4.6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований водной толщи 0-1000 м в районах мезомасштабных полигонов по гидрохимическим признакам выявлены основные элементы крупномасштабной циркуляции, формирующие гидрохимическую структуру тропической зоны Индийского океана. В поверхностном слое – это Экваториальная водная масса, образующаяся из аравийских поверхностных вод и поверхностной экваториальной воды восточного происхождения. В экваториальные районы эти водные массы переносятся Экваториальным Противотечением и отчасти Южным Пассатным Течением.

В подповерхностном слое выделены воды с низким содержанием кислорода: подповерхностная южноэкваториальная водная масса в районе полигона I и водная масса Бенгальского залива в районе полигона II.

В экваториальных районах западной и восточной частей океана, в промежуточных слоях (200-500 м) значительное влияние на гидрохимическую структуру оказывает Субтропическая подповерхностная водная масса с повышенным содержанием кислорода.

В нижних слоях исследованной водной толщи выделены глубинная Североиндийская и промежуточная Субантарктическая водные массы, формирующие в субэкваториальном районе основной минимум кислорода.

Отмеченные в полях гидрохимических параметров дивергентные и конвергентные области связаны с взаимодействием основных элементов крупномасштабной циркуляции – Южным Пассатным Течением, Экваториальным Противотечением и Северо-Восточным Муссонным Течением.

По результатам многочасовых наблюдений в точках с фиксированными координатами выявлены разнопериодные колебания в слое 0-200 м; отмечена возможность выноса биогенных элементов в верхний слой из переходного слоя; зафиксировано присутствие нитритов в количестве $0,2-0,6 \text{ мкг-атл}^{-1}$ в слое скачка гидрохимических и гидрофизических характеристик, что свидетельствует о повышенной активности биохимических процессов.

С точки зрения оценки лимитирующего эффекта в развитии фитопланктона в верхнем, перемешанном слое сделано предположение, что нитраты ввиду их полного отсутствия в этом слое могут быть основным сдерживающим фактором на обоих полигонах.

С помощью канала кислорода зондирующего комплекса МГИ-4102 («Исток-5») исследована мелкомасштабная структура поля кислорода. Обнаружено сходство в строении слоя скачка кислорода и слоя скачка температуры, свидетельствующее о преобладании физических факторов в формировании слоя скачка кислорода в исследованных районах.

ЗАВИСИМОСТЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЗВЕШЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ОТ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ВОДНЫХ МАСС

5.1. ВВЕДЕНИЕ

Изучение закономерностей изменчивости распределения взвешенного вещества и его органической части в различных районах океана необходимо для решения многих проблем экологии, а также построения теории седиментогенеза с учетом биохимических процессов.

Взвешенное органическое вещество (ВОВ), определяемое как органический углерод, составляет значительную долю общей взвеси. Считается, что оно состоит из живых планктонных и мертвого органического вещества, причем относительные пропорции обоих компонентов сильно варьируют. В открытых водах морей и океанов живые организмы планктона составляют незначительный процент общей массы ВОВ (Востоков, Ведерников, 1988; Finenko, Zaika, 1970; Hobson, 1971; Hobson et al., 1973). Основная доля приходится на мертвое вещество, находящееся на разных стадиях разложения. В настоящее время установлено, что ВОВ является важным в морской пищевой цепи (Riley, Chester, 1971; Strickland, 1965), поэтому знание его содержания и элементарного состава необходимо при изучении функционирования морских экосистем. Судя по литературным данным, Индийский океан мало изучен в этом отношении. Имеются лишь некоторые сведения для Аравийского моря (Финенко, Заика, 1969) и открытых вод западной части Индийского океана (Chester, Stoner, 1974; Mullin, 1965).

Исходя из этого в 8-м (1980 г.) и 23-м (1987 г.) рейсах нис "Профессор Водяницкий" были проведены исследования по распределению взвешенного органического углерода, азота и общего фосфора ($C_{\text{ВОВ}}$, $N_{\text{ВОВ}}$ и $P_{\text{ВОВ}}$) в открытых водах тропической части Индийского океана.

Сбор материала производили в период зимнего муссона с частичным охватом периода смены зимнего муссона на летний в северо-западном районе (54–68° в.д., от экватора до 9° с.ш. в марте-мае 1980 г.), западной части экваториального (64–67° с.ш., 4–7° ю.ш. в феврале 1987 г.) и восточной части северного тропического (86–90° в.д. в марте 1987 г.) районов.

Материал собран на 177 станциях. Всего получено 985 проб на содержание $C_{\text{ВОВ}}$, $N_{\text{ВОВ}}$, $P_{\text{ВОВ}}$. Пробы на содержание взвеси отбирали пластмассовыми батометрами параллельно с пробами на хлорофилл, фитопланктон, первичную продукцию и микрозоопланктон в слое 0–150 м. В 8-м рейсе пробы морской воды отбирали с шести горизонтов эвфотической зоны. В 23-м рейсе ВОВ получали с трех горизонтов: с поверхности и в слое термоклина с горизонтов расположения первого и второго максимумов градиента температуры. Для отделения зоопланктона проводили предварительную фильтрацию проб воды через капроновое сито с ячейей 150 мкм. Таким образом, мы принимаем, что органическое вещество взвеси сосредоточено в основном в фитопланктоне, бактериях, детрите и частично – в микрозоопланктоне.

$C_{\text{ВОВ}}$ определяли двумя методами. В 8-м рейсе пробу воды (8–10 л) фильтровали на смесь из стеклянного порошка, нанесенного тонким слоем на мембранный фильтр. Количество взвешенного органического углерода определяли методом хромового окисления (Остапеня, 1965), общий фосфор во взвеси – путем окисления в плаве кислотных солей калия с дальнейшим определением фосфатов по методу Морфи-Райли (Люцарев, Миркина, 1978). В 23-м рейсе ВОВ получали фильтрацией 3–4 л морской воды на предварительно прокаленные в течение 12 ч при 350–400°C стекловолокнистые фильтры GF/C, удерживающие частицы размером 1,0 мкм. Концентрация $C_{\text{ВОВ}}$ и $N_{\text{ВОВ}}$ определяли на CHN-анализаторе чешского производства после обработки фильтров слабой соляной кислотой для удаления карбонатов.

5.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЗВЕШЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПРИЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЗОНЕ

Гидрологическая обстановка периода работы (21.03-05.05.1980 г.) определялась на северном полигоне Северо-Восточным, а на юге - Юго-Западным муссоном. Основные особенности распределения ВОВ были обусловлены двумя главными факторами:

а) положением северной части района исследований вблизи гидрологического фронта, являющегося южной и юго-восточной перифериями зимней циклонической циркуляции Аравийского моря (Кириухин и др., 1981);

б) начавшейся под влиянием летнего муссона перестройкой экваториальных течений (Шапиро, 1985).

Распределение взвешенного органического углерода ($C_{\text{вov}}$) в поверхностном слое представлено на рис. 53, а. Как видно, на довольно однородном фоне выделяются зона как повышенного ($>35 \text{ мг м}^{-3}$), так и пониженного ($< 25 \text{ мг м}^{-3}$) содержания $C_{\text{вov}}$. Зоны относительно высоких концентраций на северо-западе ($55-84 \text{ мг С м}^{-3}$) и северо-востоке ($35-58 \text{ мг С м}^{-3}$) по локализации совпадают с циклоническими вихревыми образованиями, возникающими в результате меандрирования фронтальной зоны. Южнее, между 6 и 80° с.ш., в зонах локального подъема вод на восточной и западной перифериях антициклонического вихря, обнаруженного в период работ в центре северного полигона (Шапиро, 1985), выделяются еще два вытянутых на юг пятна с повышенными концентрациями ($35-55 \text{ мг м}^{-3}$) взвешенного органического углерода.

В приэкваториальном районе четко выделяются две зоны с высокими концентрациями $C_{\text{вov}}$ – юго-западная ($35-99 \text{ мг м}^{-3}$) и восточная ($35-93 \text{ мг м}^{-3}$). Существование этих зон связано с местными особенностями развития планктона и обусловлено влиянием гидродинамической обстановки. Западные течения в межмуссонный период уступают место усиливающейся восточной струе. Так как восточное течение сопровождается опусканием вод на экваторе и подъемом на некотором расстоянии от него, а западное течение (в Северном полушарии) – опусканием на его северной периферии и подъемом на южной, то на границе между восточной экваториальной струей и остаточным западным поверхностным течением должен происходить подъем вод (Шапиро, 1985). Наличие этого подъема между $54-57^\circ$ в.д., от 3° с.ш. до экватора, и $63-68^\circ$ в.д., от 2 до 4° с.ш., подтверждается данными гидрохимических измерений (Ковригина, 1985). Здесь же обнаружены максимальные из обнаруженных биомассы сестона – около 200 мг м^{-3} (Сажина и др., 1981) – и микрозоопланктона – $3,2-5,3 \text{ г м}^{-2}$.

Ячеистое расположение зон повышенного и пониженного содержания общего фосфора во взвеси ($P_{\text{вov}}$) в целом согласуется с распределением взвешенного органического углерода (рис. 53, б). Исключение составляют северо-западная и северо-восточная зоны на северном полигоне и восточная – на южном, где высоким концентрациям $C_{\text{вov}}$ соответствуют крайне низкие концентрации $P_{\text{вov}}$ ($0,008-0,012 \text{ мг-атм}^{-3}$). Такое несоответствие, скорее всего, связано с присутствием здесь большого количества косного вещества. Очевидно, что в Циклонический Крутоворот Аравийского моря вовлекаются богатые взвешенным органическим веществом и биогенными элементами прибрежные воды. Согласно данным Дж. Райтера и Д. Мензеля (по (Финенко, Заика, 1969)), количество ВОВ в прибрежных водах Аравийского моря в сентябре-ноябре 1963 г. составляло $100-220 \text{ С м}^{-3}$. Однако по мере продвижения этих вод на юг и юго-восток в сторону открытого океана концентрация ВОВ и биогенов в них уменьшается за счет вовлечения в продукционный цикл пелагического сообщества, седиментации, механического размельчения детрита и вымывания из него соединений азота и фосфора. На увеличение концентрации косного детрита в восточном районе южного полигона большое влияние при соответствующих гидрологических условиях может оказывать вынос взвешенного материала из прибрежных вод п-ова Индостан. Здесь на акватории между $64-69^\circ$ в.д. и $2-4^\circ$

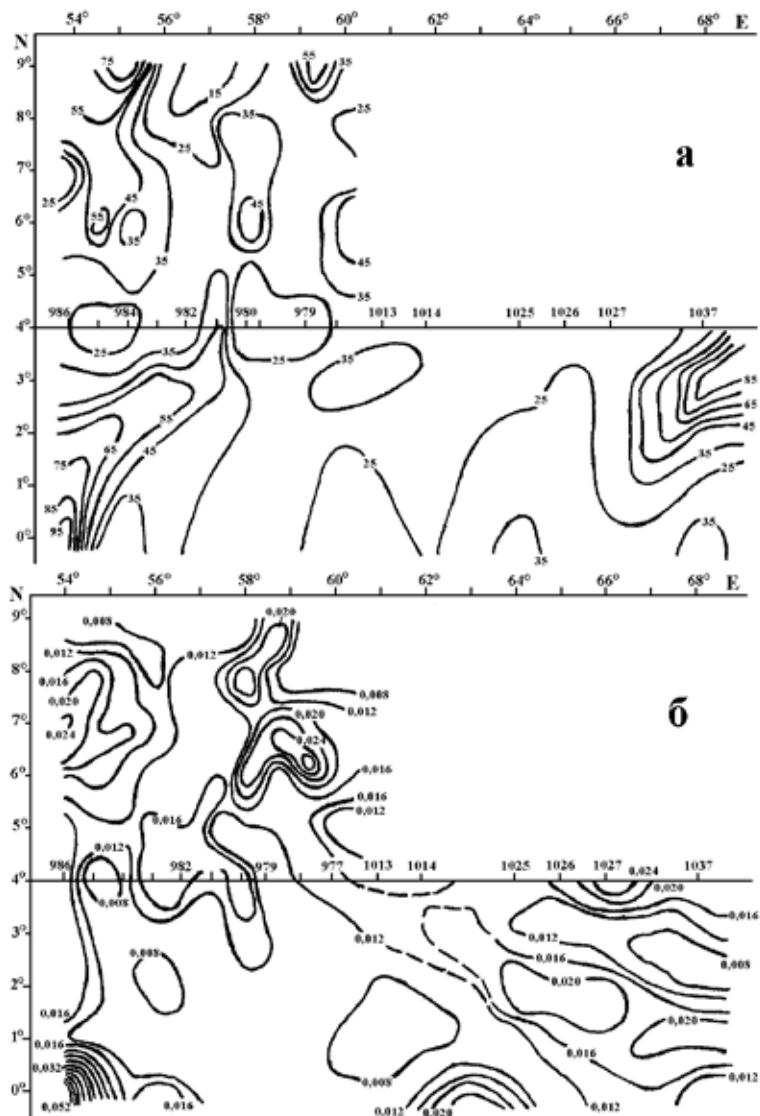


Рис. 53. Распределение $C_{\text{ВОВ}}$ (а), $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ и $P_{\text{ВОВ}}$ (б), $\text{mg} \cdot \text{atm}^{-3}$ на поверхности в водах северо-западной приэкваториальной зоны

с.ш. в период наших работ было обнаружено большое количество детритных частиц и отмерших фораминифер во всей толще воды (Павловская, Зесенко, 1986).

Если учесть, что доля фосфора в косном веществе (на единицу углерода) меньше, чем в живом, то повышенное содержание фосфора во взвеси может быть связано с увеличением в ней доли живых организмов. Сравнение распределения общего фосфора во взвеси с картиной распределения величин первичной продукции, полученной Л.В. Кузьменко и Л.В. Георгиевой (Кузьменко, Георгиева, 1985), показало очень сходные пространственные изменения этих параметров. Ядра повышенного содержания $P_{\text{вov}}$ приурочены к зонам поднятий вод и точно совпадают с расположением высоких значений первичной продукции. Так, ядру с концентрацией $P_{\text{вov}}$ 0,020-0,028 мг-ат $P\text{ м}^{-3}$ на северном полигоне соответствуют максимальные из установленных значений первичной продукции – 12,7-16,5 мг $C\text{ м}^{-3}\text{ день}^{-1}$, а ядрам с содержанием $P_{\text{вov}}$ 0,020-0,024 мг-ат $P\text{ м}^{-3}$ – 5,9-8,4 мг $C\text{ м}^{-3}\text{ день}^{-1}$. В районе 63-66° в.д. по 4° с.ш. с концентрацией $P_{\text{вov}}$ 0,020-0,029 мг-ат $P\text{ м}^{-3}$ первичная продукция на поверхности была 7,0-10,0 мг $C\text{ м}^{-3}\text{ день}^{-1}$. В юго-западном районе с максимальными концентрациями $P_{\text{вov}}$ было обнаружено «цветение» диатомовой водоросли *Thalassiosira sp.* (Романкевич, 1977). С другой стороны, минимальным концентрациям $P_{\text{вov}}$, приуроченным к зонам опускания вод, соответствуют очень низкие значения первичной продукции (0,8-2,1 и 0,1-3,4 мг $C\text{ м}^{-3}\text{ день}^{-1}$ соответственно на северном и южном полигоне). Это позволяет предположить, что фитопланктон играет существенную роль в изменении соотношения между живым и неживым веществом органической взвеси. При увеличении трофности вод в циклонических вихревых образованиях роль живого вещества в $C_{\text{вov}}$ возрастает.

Вертикальное распределение взвешенного органического углерода и общего фосфора во взвеси на отдельных станциях северного и южного полигонов в слое 0-150 м отражено на рис. 54. При всем разнообразии кривых можно выделить ряд характерных черт, присущих всем станциям. Распределение BOB по вертикали, как правило, характеризуется двумя максимумами. Первый расположен в поверхностном слое, а второй приурочен к верхней границе термоклина, где возрастает температурный градиент. Концентрация взвешенного органического углерода и общего фосфора во взвеси в максимумах определяется глубиной расположения верхней границы термоклина. Чем выше глубина ее залегания, тем больше концентрация BOB в обоих максимумах, что, по видимому, обусловлено особенностями развития планктона. Следует отметить, что по сравнению с $C_{\text{вov}}$ слою повышенных концентраций $P_{\text{вov}}$ в зоне фотосинтеза (до 80 м) выражены лучше. Наблюдаемое рассогласование максимумов $C_{\text{вov}}$ и $P_{\text{вov}}$ обусловлено разным соотношением в этих слоях живого и неживого органического вещества. Кроме того, вертикальное распределение $C_{\text{вov}}$, состоящего в основном из неживого органического вещества, может определяться соотношением скорости опускания частиц и скорости подъема вод. Повышенные концентрации частиц могут создаваться на глубинах с пониженными скоростями опускания (Bessin, 1974).

Распределение $C_{\text{вov}}$ и $P_{\text{вov}}$ в толще воды на разрезе по 4° с.ш., пересекающем зоны подъема и опускания вод, представлено на рис. 55, а, б. Характерной особенностью пространственного распределения этих параметров является то, что содержание $C_{\text{вov}}$ и $P_{\text{вov}}$ в максимумах всего в 1,5-2,0 раза превышает их фоновые концентрации. Это связано с низкой продуктивностью вод, обусловленной слабой динамической активностью (Коснырев, Шапиро, 1981). Западная часть разреза во всем столбе воды характеризуется низким содержанием общего фосфора во взвеси 0,008-0,018 мг-ат $P\text{ м}^{-3}$ на фоне относительно высокой концентрации взвешенного органического углерода (30-40 мг м^{-3}). Максимальные из обнаруженных концентраций $C_{\text{вov}}$ и $P_{\text{вov}}$ приурочены к поверхностной 30-метровой зоне и совпадают со слоем максимума фотосинтеза (Кузьменко, Сергеева, 1981). Ниже содержание $P_{\text{вov}}$ уменьшается и достигает в нижней части термоклина над слоем пикноклина минимальных значений, тогда как концентрация $C_{\text{вov}}$ здесь остается

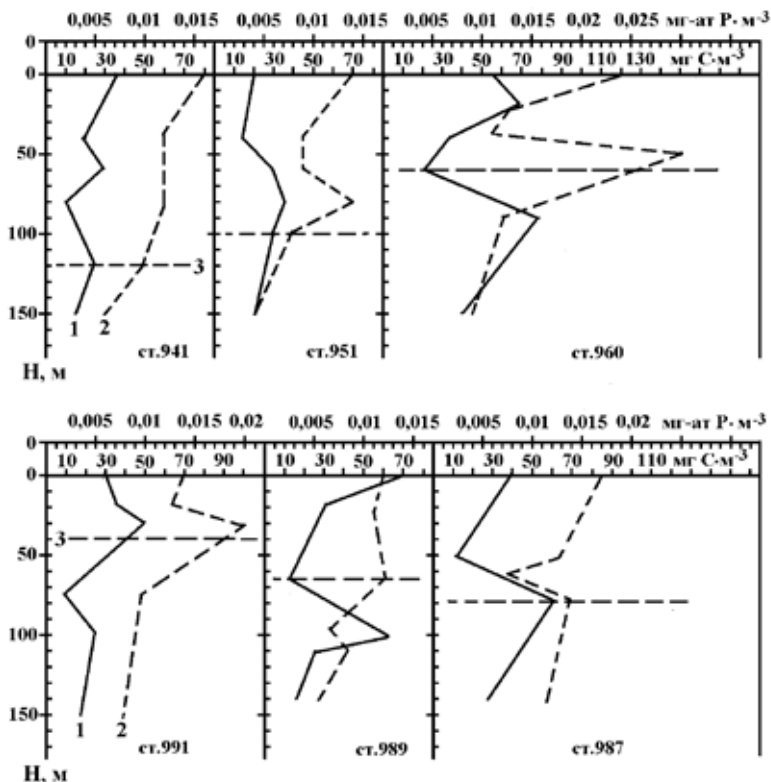


Рис. 54. Вертикальные профили S_{OV} и P_{OV} на отдельных станциях: 1 - S_{OV} , $mg \cdot m^{-3}$; 2 - P_{OV} , $mg \cdot at \cdot m^{-3}$; 3- глубина расположения верхней границы термоклина

достаточно высокий, что связано с накоплением в этом слое более стойких к биохимическому окислению частиц.

В зоне опускания вод, определенных по гидрохимическим показателям между 56 и 58° в.д. (Ковригина, 1985), концентрации S_{OV} и P_{OV} характеризуются минимальными величинами ($20 mg C \cdot m^{-3}$ и $0,008-0,10 mg \cdot at P \cdot m^{-3}$) и равномерным их распределением по вертикали.

На востоке разреза в зоне подъема вод происходит увеличение содержания обоих параметров взвешенного вещества во всей исследованной толще вод. Основной максимум S_{OV} и P_{OV} приурочен к верхней границе термоклина, которая расположена на глубине 50 м. Достаточное количество проникающего на эту глубину света и эффективное поступление биогенных элементов за счет турбулентного обмена ($0,8-1,0 mg \cdot at P \cdot m^{-3}$) создают на этих глубинах благоприятные условия для развития фитопланктона, являющегося одним из основных компонентов органической взвеси. Действительно, верхняя

часть максимума (до 50 м) совпадает с максимумом фотосинтеза (Кузьменко, Георгиева, 1985). В нижней половине максимума обнаружена максимальная биомасса микрозоопланктона (Павловская, 1985). На формирование постоянного максимума концентрации фитопланктона, простейших и бактериопланктона у верхней границы термоклина в водах центральной части Индийского океана указывает Ю.И. Сорокин (Сорокин, 1984). Над пикноклином (в нижней части термоклина), где, как известно, обычно накапливается органический детрит, в этом районе обнаружен еще один максимум $C_{\text{ВОВ}}$.

Некоторое представление о природе органической взвеси может дать такой показатель, как время ее оборота. Если предположить, что содержание органического вещества в слое фотосинтеза определенное время остается неизменным, то отношение концентрации углерода взвешенного вещества к скорости продуцирования фитопланктона будет временем его оборота (Eppley et al., 1977). Используя для расчетов данные о первичной продукции, полученные Л.В. Кузьменко и Л.В. Георгиевой (Кузьменко, Георгиева, 1985) для северного полигона, мы получили, что время оборота ВОВ в этом районе изменяется от 6 до 120 сут. для слоя 0-150 м. Для восьми станций, расположенных в зонах подъема вод, время оборота ВОВ составило 21 сут. ($\sigma = 10$, $V = 48\%$), а для шести станций, расположенных в зонах опускания вод – 62 сут. ($\sigma = 35$, $V = 56\%$). Как видно, время оборота органической взвеси и в зонах подъема вод, и в зонах опускания было большим, что обусловлено тем, что основным ее компонентом является детрит, находящийся в разной степени разложения. Атомарные отношения $C_{\text{ВОВ}} : P_{\text{ВОВ}}$ в слое 0-150 м варьируют в пределах 80-457 с максимальными значениями для взвешенного вещества в зонах опускания (243-457). Среднее атомарное отношение для всего района исследования составило 233 ($n = 31$, $\sigma = 76$, $V = 33\%$).

Т а б л и ц а 1. Характеристика взвешенного органического вещества для слоя 0 -150 м в северо-западной приэкваториальной зоне.

Характеристика	Зона					
	Подъема вод			Опускания вод		
	Мин.	Ср.	Макс.	Мин.	Ср.	Макс.
$C_{\text{ВОВ}}$, $\text{МГ} \cdot \text{М}^{-3}$	19 - 29 - 50			21 - 27 - 35		
CV, %	40			21		
Биомасса, $\text{мг} \cdot \text{С} \cdot \text{М}^{-3}$						
Фитопланктона	4,2			1,1		
микрозоопланктона* ¹	1,1 - 1,5 - 1,8			1,8 - 1,4 - 1,7		
CV, %	17			28		
Бактерий	1,5			0,5		
Первичная продукция,* ²						
$\text{Мг} \cdot \text{С} \cdot \text{М}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$	0,8 - 1,7 - 3,2			0,5 - 0,4 - 0,6		
CV, %	40			47		
Детрит в органической взвеси, %	76			89		

П р и м е ч а н и я:

1. Здесь и в табл. 3, наряду со средними значениями характеристик ВОВ указаны их предельные значения. 2 - CV – коэффициент вариации, определяемый по формуле $CV = \frac{\sigma}{\bar{x}} \cdot 100$

$$CV = \frac{\sigma}{\bar{x}} \cdot 100$$

*¹По данным (Павловская, 1985).

*²По данным (Кузьменко, Георгиева, 1985).

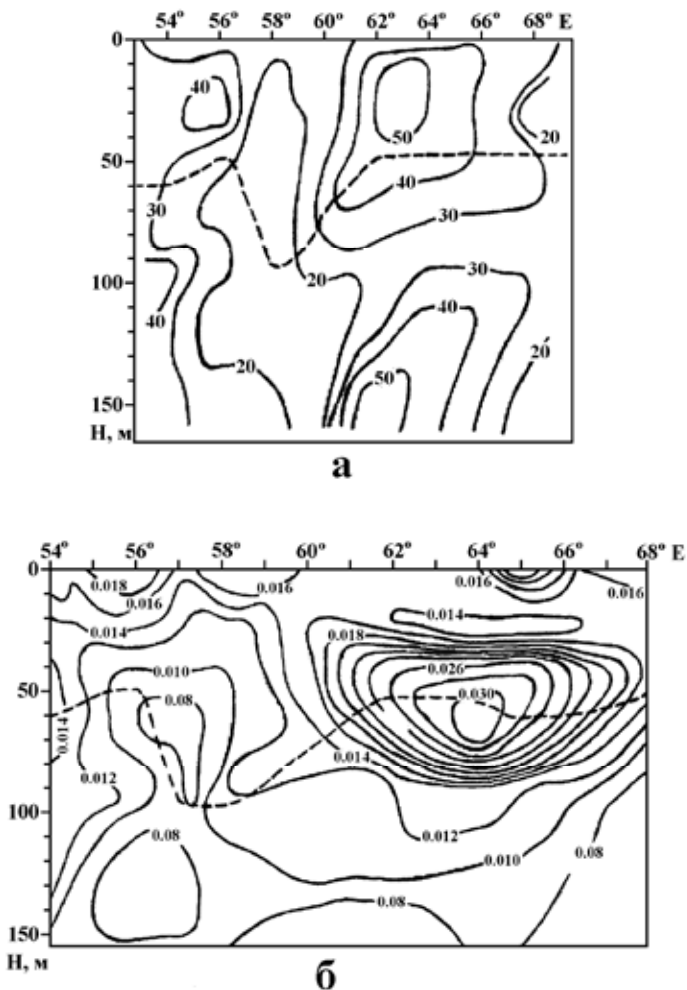


Рис. 55. Распределение C_{BOV} (а), $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ и P_{BOV} (б), $\text{мг}\cdot\text{атм}^{-3}$ вдоль 4° с. ш. (пунктирной линией обозначено положение верхней границы термоклина)

Таким образом, в зонах подъема вод органическая взвесь более лабильна, что является следствием увеличения доли первичной продукции фитопланктона в формировании ее компонентного состава (табл. 1). В этой таблице представлены осредненные показатели, характеризующие C_{BOV} на северном полигоне.

Содержание ВОВ в слое 0-150 м на исследованной акватории океана практически одинаково, хотя вариабельность его концентраций выше в районах подъема вод. Не сказалось влияние подъема или опускания вод и на концентрации микрозоопланктона, доля которого в $C_{\text{вov}}$ в обоих случаях составила 5%. Однако максимальными из обнаруженных величин первичной продукции характеризуются зоны подъема вод. Среднее ее значение здесь в 4 раза выше, чем в зоне опускания. Таким образом, одним и тем же концентрациям органической взвеси могут соответствовать разные уровни развития фитопланктона. Подобная зависимость была получена для вод Аравийского моря З.З. Финенко и В.Е. Заикой (Финенко, Заика, 1969). В результате в зонах подъема вод увеличивается биомасса фитопланктона, которая была рассчитана умножением концентрации хлорофилла *a* на коэффициент 35, показывающий соотношение между углеродом и хлорофиллом в здоровых растущих клетках фитопланктона (Hobson, 1971). При использовании средней концентрации суммарного хлорофилла (Лопухин, Кириллов, 1985) авторами данной главы была введена поправка на содержание в нем 40% феофитина. Тогда доля живого фитопланктона в ВОВ в зонах подъема вод составила 14%, а в зоне опускания – 4,0%. На такую же относительно низкую долю живого фитопланктона в органической взвеси, не более 6-20%, указывают и другие исследователи для открытых вод Аравийского моря (Финенко, Заика, 1969, Mullin, 1965) и для олиготрофных вод Тихого океана (10-15%) (Востоков, Ведерников, 1988).

Непосредственно оценить роль бактериопланктона для данного района из-за отсутствия данных не представляется возможным. Но на основании данных, полученных для близких по продуктивности вод центральной части Индийского океана (Сорокин, 1984), можно предположить, что биомасса последних варьирует в водах исследованного нами района в пределах 0,5-1,5 мг С м^{-3} , что соответствует 2-5% $C_{\text{вov}}$. Исходя из вышеизложенных результатов, живое вещество в органической взвеси в более продуктивных зонах подъема вод составило 24%, а в менее продуктивной зоне опускания вод – 11%.

5.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЗВЕШЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ПРИЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЗОНЕ (I ПОЛИГОН)

Работы были выполнены в феврале 1987 г. на полигоне, расположенном между 4-7° ю.ш. и 64°30'–67°30' в.д. Гидрологическая обстановка в районе исследований определялась расположением полигона в зонах взаимодействия разнонаправленных потоков. На севере находилась зона взаимодействия периферии муссонного течения и северной ветви Экваториального Противотечения, а в южной его половине – зона взаимодействия южной заглубленной струи Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения с рядом циклонических и антициклонических круговоротов. Взаимодействие этих течений приводит к возникновению дивергентных и конвергентных зон (см. гл. 2).

Динамические процессы, образованные движением разнородных по своим гидрологическим параметрам водных масс, создают сложную картину распределения содержания ВОВ в деятельном слое неисследованного района океана.

Слои повышенного содержания взвеси, как правило, возникают на горизонтах высоких градиентов плотности. Поэтому в настоящем исследовании внимание было уделено изучению содержания ВОВ на трех горизонтах верхнего деятельного слоя: на поверхности, на верхней границе термоклина над глубиной залегания максимального градиента плотности и в термоклине над глубиной залегания второго по величине градиента плотности.

На поверхности (рис. 56, 57) концентрации ВОВ изменялись на полигоне в пределах 22,0-65,0 мг С м^{-3} и 3,3-10,4 мг N м^{-3} . Характерной чертой распределения $C_{\text{вov}}$ и $N_{\text{вov}}$ является существование нескольких зон как с повышенным, так и с пониженным их содержанием по сравнению с фоновыми величинами. На севере, в зоне интенсивного циклонического вихря, образованного в результате взаимодействия муссонного течения

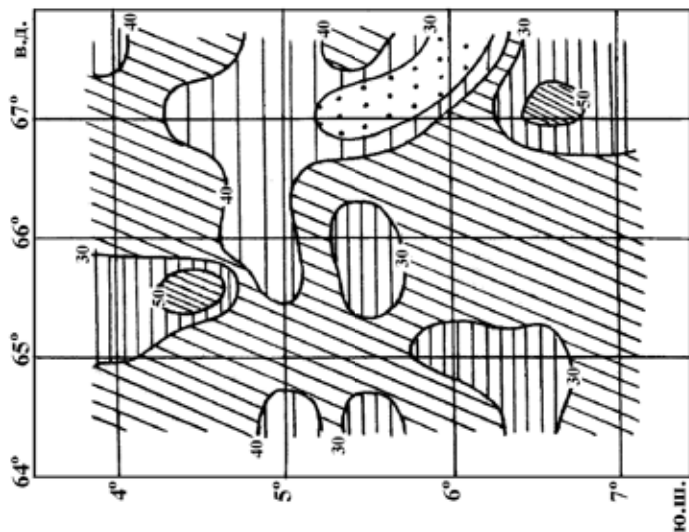


Рис. 56. Содержание взвешенного органического углерода ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) на горизонте 0 м

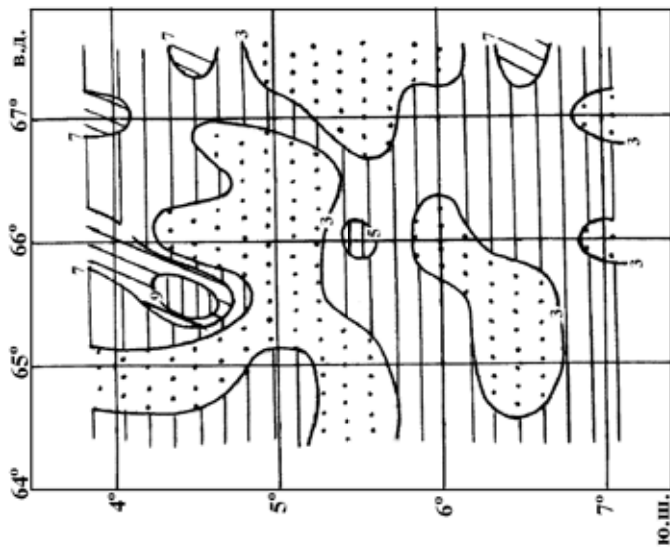


Рис. 57. Содержание взвешенного органического азота ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) на горизонте 0 м

и Экваториального Противотечения, обнаружена довольно обширная область повышенных концентраций $C_{\text{воб}}$ (51–64 мг·м⁻³) и $N_{\text{воб}}$ (8,0–10,4 мг·м⁻³). Здесь же отмечены максимальные для поверхности величины первичной продукции – 0,7 мг С м⁻² × день⁻¹ (см. гл. 8) – и биомассы фитопланктона – 10,4–16,4 мг·м⁻³ (см. гл. 7).

На 5°5'30" ю.ш. в зоне конвергенции вод, обусловленной серией устойчивых вихрей антициклонического характера, на поверхности зарегистрированы минимальные из обнаруженных на полигоне концентрации $C_{\text{воб}}$ (<40 мг·м⁻³) и $N_{\text{воб}}$ (3,5–4,6 мг·м⁻³). Для этого района характерны высокие атомарные отношения $C_{\text{воб}}: N_{\text{воб}}$ (10–14) свойственные детриту.

В южной половине полигона распределение $C_{\text{воб}}$ и особенно $N_{\text{воб}}$ более однородно. Однако в зоне стыка Аравийской водной массы и экваториальной структуры вод (фронтальная зона) было обнаружено несколько ядер повышенного содержания $C_{\text{воб}}$. По своему положению они были приурочены к зонам локальных подъемов вод на периферии как циклонических (ст. 3215, 3225), так и антициклонического (ст. 3213) вихрей, а также при взаимодействии циклонического и антициклонического (ст. 3223, 3226, 3216) или двух антициклонических (ст. 3232) или циклонических (ст. 3230, 3189) вихревых образований. Как правило, этим станциям соответствуют повышенные биомассы фитопланктона (4,0–6,6 мг·м⁻³) по сравнению с фоновыми (2,0–3,3 мг·м⁻³; см. гл. 7). Область пониженного содержания $N_{\text{воб}}$ в центре южной половины полигона, возможно, обусловлена уменьшением массы ВОВ в ночное время в результате выедания ее мигрирующим зоопланктоном.

Распределение ВОВ на верхней границе термоклина над слоем максимального градиента плотности (рис. 58, 59) показывает более пеструю картину, чем на поверхности. Во всей северной половине полигона в этом слое не только не зарегистрировано накопление $C_{\text{воб}}$, но даже наблюдается некоторое его уменьшение (рис. 58), что обусловлено гидрологической обстановкой. В северо-западной части полигона в зоне взаимодействия большого циклонического вихря с антициклоническими вихревыми образованиями зарегистрирована довольно обширная зона подъема вод с максимальными из обнаруженных над слоем вертикальными скоростями между ст. 3197–3198, 3210–3211, 3213–3214 и на ст. 3201 (см. гл. 3). На северо-востоке относительно высокие скорости подъема вод обнаружены в районе ст. 3194 и 3193. Этим районам соответствуют зоны минимальных концентраций $C_{\text{воб}}$.

В южной половине полигона вертикальные токи вод ниже, чем в северной, и, как следствие, практически по всей площади над слоем максимального градиента плотности отмечается увеличение концентраций взвешенного органического углерода. На относительно высоком его фоне (>50 мг·м⁻³) в зоне дивергенции наблюдаются четыре ядра с максимальным для этого слоя содержанием $C_{\text{воб}}$ (60–74 мг·м⁻³). В Южном Пассатном Течении наблюдается чередование пятен как повышенного, так и пониженного его содержания, приуроченных к небольшим зонам дивергенций и конвергенций.

В целом, количество взвешенного органического азота на верхней границе термоклина над глубиной залегания максимального градиента плотности несколько увеличилось (рис. 59), по сравнению с его содержанием на поверхности. Зоны максимальных из обнаруженных здесь концентраций $N_{\text{воб}}$ в основном также приурочены к районам подъема вод со слабыми вертикальными скоростями. Зоны пониженных его концентраций расположены, напротив, в районах с относительно повышенными токами вод. Отметим отсутствие четкой связи с распределением в этом районе $C_{\text{воб}}$ и $N_{\text{воб}}$, что обусловлено, по-видимому, соотношением живого и мертвого вещества во взвеси и степенью его деструкции. Распределение содержания взвешенного органического углерода и азота на глубине второго по величине градиента плотности представлено на рис. 60, 61. Как видно, наблюдается более однородное распределение $C_{\text{воб}}$ в северной половине полигона (40–50 мг·м⁻³). Обнаружено лишь незначительное увеличение его концентраций в зоне подъема вод в северо-западном районе, что может быть связано с обильным развитием фитопланктона. Как правило, максимумы $C_{\text{воб}}$ и хлорофилла *a* здесь совпадают.

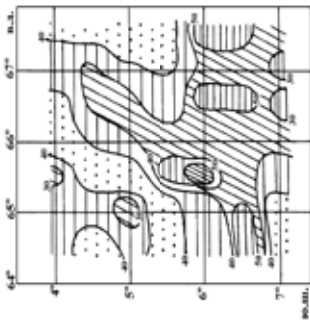


Рис. 58. Содержание взвешенного органического углерода ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) у верхней границы термоклина над глубиной максимума градиента плотности (глубина 30 – 60 м)

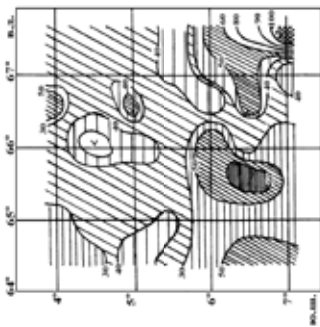


Рис. 60. Содержание взвешенного органического углерода ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) на глубине второго по величине градиента плотности (глубина 50 – 90 м)

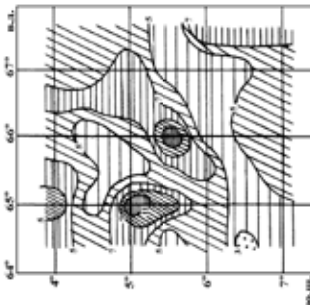


Рис. 59. Содержание взвешенного органического азота ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) у верхней границы термоклина над глубиной максимума градиента плотности (глубина 30 – 60 м)

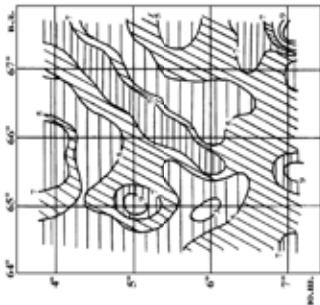


Рис. 61. Содержание взвешенного органического азота ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) на глубине второго по величине градиента плотности (глубина 50 – 90 м)

Таблица 2. Некоторые средние характеристики взвешенного вещества на I и II полигонах

Показатель	На поверхности (0 м)	На верхней границе термоклина над глубиной максимального градиента плотности	На глубине второго по величине градиента плотности
I полигон			
$C_{\text{воб}}, \text{мг м}^{-3}$	22-46-25	35-49-74	22-54-117
CV, %	17	23	29
N	48	47	47
$N_{\text{воб}}, \text{мг м}^{-3}$	3,0-5,5-10,4	2,7-6,0-11,5	2,4-6,0-9,0
CV, %	30	33	33
N	48	47	47
$C_{\text{воб}}/\text{Хлорофилл } a$	297-650-1330	138-475-1023	85-206-380
CV, %	38	37	33
N	45	46	45
(Хлорофилл a +феофитин)/ $C_{\text{воб}}, \%$	0,13-0,25-0,43	0,15-0,37-1,13	0,37-1,00-2,20
CV, %	34	47	33
N	45	46	45
Биомасса фитопланктона, мг С м^{-3} (хлорофилл $a \times 35$)	1,0-3,0-5,0	2,0-4,0-11,0	6,0-10,0-15,0
CV, %	33	45	21
N	44	46	44
Биомасса фитопланктона, % $C_{\text{воб}}$	3,0-6,0-12,0	3,0-9,0-25,0	10,0-19,0-25,0
CV, %	36	46	34
N	44	46	44
II полигон			
$C_{\text{воб}}, \text{мг м}^{-3}$	46-67-97	43-65-91	50-70-96
CV, %	22	24	19
N	16	17	16
$N_{\text{воб}}, \text{мг м}^{-3}$	2,6-8,8-16,5	3,0-8,4-13,2	5,3-9,8-16,5
CV, %	41	34	31
N	18	18	18
$C_{\text{воб}}/\text{Хлорофилл } a$	456-719-1238	280-507-719	70-150-254
CV, %	31	25	31
N	16	17	16
(Хлорофилл a +феофитин)/ $C_{\text{воб}}, \%$	0,10-0,20-0,30	0,19-0,31-0,62	0,61-1,20-2,44
CV, %	32	37	36
N	17	17	17
Биомасса фитопланктона, мг С м^{-3} (хлорофилл $a \times 35$)	2,5-3,4-5,6	2,5-4,7-7,5	11,0-16,0-24,0
CV, %	24	23	27
N	16	17	13
Биомасса фитопланктона, % $C_{\text{воб}}$	3,0-5,0-8,0	5,0-7,0-13,0	14,0-24,0-33,0
CV, %	30	28	26
N	16	17	13

В южной половине полигона на этом горизонте картина распределения $C_{\text{воб}}$ более сложная. Появляются довольно большие зоны высоких его концентраций в центральной части района, на юго-западе и юго-востоке, которые плохо согласуются с концентрациями $C_{\text{воб}}$ в вышележащих слоях. Не исключено, что это связано с привнесением ВОВ Южным Пассатным Течением с водами из района Индонезийских морей.

В распределении взвешенного органического азота на глубине второго по величине градиента плотности (рис. 61) наблюдается большая корреляция с его распределением по площади в вышележащих слоях и с содержанием хлорофилла a на этом горизонте.

Анализ компонентного состава ВОВ (табл. 2) показал, что средневзвешенные массы $C_{\text{воб}}$ и $N_{\text{воб}}$ изменяются на исследованных горизонтах незначительно. Однако отмечается уменьшение отношения $C_{\text{воб}}/\text{хлорофилл } a$, а следовательно, увеличение доли суммарного хлорофилла в органической взвеси на верхней границе термоклина над глубиной максимального градиента плотности и в термоклине на глубине второго по величине градиента плотности. Вклад биомассы фитопланктона, рассчитанной по концентрации активного хлорофилла a , составил на поверхности в среднем 6%, а на двух других горизонтах – соответственно 9 и 19%. На существование глубинного максимума фитопланктона в тропических водах Индийского океана, связанного со слоем термоклина – областью, наиболее стабильной по сравнению с выше- и нижележащими слоями, указывает Ю.И. Сорокин (Сорокин, 1984). К этому слою обычно приурочены также скопления бактериопланктона и простейших. Если учесть, что, по литературным данным (Восток, Ведерников, 1988), бактериопланктон вместе с простейшими в открытых районах океана составляет по биомассе такую же величину, как и фитопланктон, то детрит на поверхности исследованного района составит 88%, на верхней границе термоклина – 82, а в термоклине на глубине второго по величине градиента плотности – 62%.

5.4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЗВЕШЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ПРИЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЗОНЕ (II ПОЛИГОН)

Исследования были проведены в марте 1987 г. на полигоне, находящемся под воздействием муссонного течения с водной массой Бенгальского залива. В восточной части полигона находился обширный циклонический вихрь с центром на $4^{\circ}30'$ с.ш. и 90° в.д. В северо-западном углу полигона был обнаружен большой антициклонический вихрь. Распределение содержания ВОВ в поверхностном слое, на верхней границе термоклина над глубиной максимального градиента плотности и на глубине второго по величине градиента плотности представлено на рис. 62-67. На всех трех горизонтах по всему полигону обнаружены высокие и практически одинаковые концентрации $C_{\text{воб}}$ и $N_{\text{воб}}$. Большое количество ВОВ обусловлено поступлением его с водами из Бенгальского залива, а сложные динамические процессы, связанные с движением вод, определяют неравномерное распределение его по площади на всех трех рассмотренных горизонтах. Концентрации $C_{\text{воб}}$ на полигоне изменялись от 43 до 119 мг м^{-3} , а $N_{\text{воб}}$ – от 2,6 до $16,5 \text{ мг м}^{-3}$. Максимальное содержание их обнаружено во фронтальной зоне при взаимодействии периферийных вод антициклонического круговорота и циклонического вихря. Минимальные концентрации $C_{\text{воб}}$ и $N_{\text{воб}}$ приурочены к центральным районам антициклонического круговорота. Высокие концентрации взвешенного органического углерода и азота зарегистрированы в экваториальном районе на разрезе по 86° в.д. и обусловлены развитием фитопланктона в результате подъема богатых биогенами глубинных вод на стыке Северо-Восточного Муссонного Течения и Экваториального Противотечения. Пятно высоких концентраций $C_{\text{воб}}$ и $N_{\text{воб}}$ на севере разреза, по всей вероятности, связано с поступлением сюда органической взвеси с богатыми водами Бенгальского залива. Высокие концентрации ВОВ на исследованной акватории, таким образом, могут быть связаны как с обильным развитием планктона, так и с большим количеством детрита, привнесенного течениями из других районов океана.

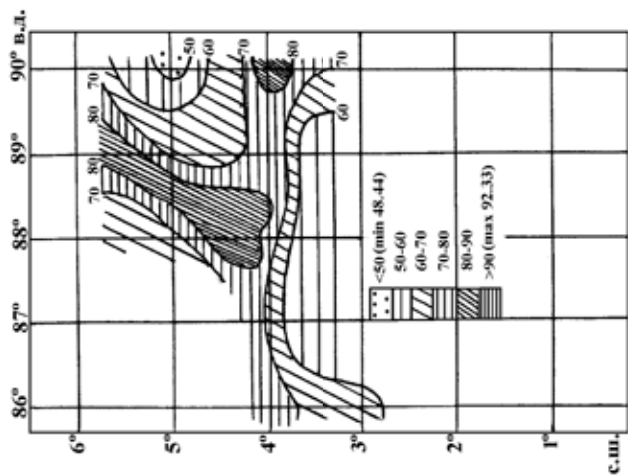


Рис. 62. Содержание взвешенного органического углерода (мг·м⁻³) на горизонте 0 м

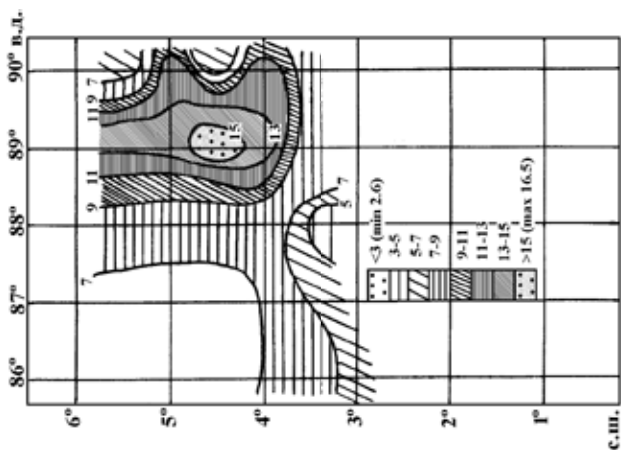


Рис. 63. Содержание взвешенного органического азота (мг·м⁻³) на горизонте 0 м

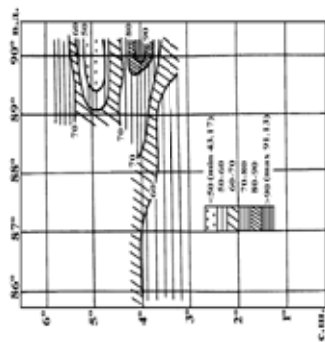


Рис. 64. Содержание взвешенного органического углерода ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) у верхней границы термоклина над глубиной максимума градиента плотности (глубина 19 – 85 м)

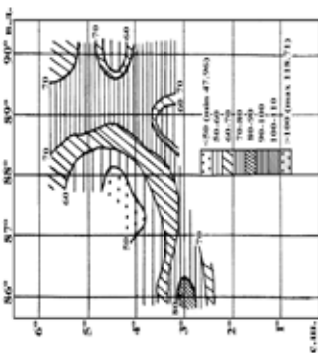


Рис. 66. Содержание взвешенного органического углерода ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) на глубине второго по величине градиента плотности (глубина 39 – 105 м)

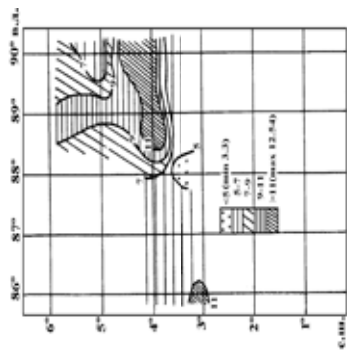


Рис. 65. Содержание взвешенного органического азота ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) у верхней границы термоклина над глубиной максимума градиента плотности (глубина 19 – 85 м)

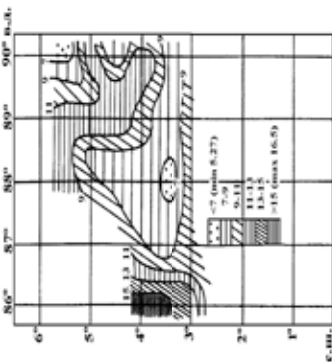


Рис. 67. Содержание взвешенного органического азота ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) на глубине второго по величине градиента плотности (глубина 39 – 105 м)

Анализ компонентного состава органической взвеси показал (табл. 2), что вклад фитопланктона в $C_{\text{вov}}$ на поверхности и на верхней границе термоклина над глубиной максимального градиента плотности составил в среднем 10-14%, а на глубине второго по величине градиента плотности он увеличился до 24%. На некоторых станциях фронтальной зоны и периферии циклонического вихря доля фитопланктона во взвешенном веществе на последнем горизонте достигает 33%. Учитывая изложенное в предыдущем разделе допущение о суммарной биомассе бактериопланктона и микрозоопланктона, равной массе фитопланктона, масса детрита на поверхности и на верхней границе термоклина составит в среднем 80 и 72% соответственно, а на глубине второго по величине градиента плотности – 52%.

5.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ распределения BOB и его элементного состава для трех районов тропической части Индийского океана показывает, что динамика его распределения отражает особенности гидродинамической ситуации. Карты распределения $C_{\text{вov}}$, $P_{\text{вov}}$ и $N_{\text{вov}}$ на полигонах хорошо совпадают с общей картиной динамики вод. Локальные изменения концентраций BOB связаны с мезомасштабными неоднородностями распределения планктона, возникающими в условиях сложной циркуляции вод. Пределы колебаний содержания взвешенного органического углерода на всех полигонах практически одинаковы и составляют 25-84; 22-118 и 43-119 мг м^{-3} соответственно для северо-западной экваториальной зоны, западной части экваториального района и восточной части тропического района.

Сочетание зон подъемов и опусканий вод приводит к ячеистой структуре распределения планктона и BOB. Повышенные концентрации приурочены к зонам стыка различных потоков, зонам локальных подъемов вод на периферии циклонических и антициклонических вихрей или двух антициклонических или циклонических вихревых образований. Распределение BOB в пространстве связано с уровнем развития планктона, обусловлено вертикальной циркуляцией вод. Распределение BOB по вертикали в деятельном слое характеризуется двумя максимумами. Первый расположен на поверхности, второй приурочен к верхней границе термоклина. Концентрация взвеси в максимумах определяется глубиной расположения верхней границы термоклина. Чем выше глубина ее залегания, тем больше концентрация органической взвеси в обоих максимумах, что обусловлено особенностями развития планктона. Максимумы $C_{\text{вov}}$, $P_{\text{вov}}$ и $N_{\text{вov}}$ в толще деятельного слоя совпадают с максимумами фитопланктона, хлорофилла *a* и феофитина *a*, микрозоопланктона и в целом следуют изменению первичной продукции. Показано закономерное возрастание $P_{\text{вov}}$ при увеличении первичной продукции в поверхностном слое в местах подъема вод.

Дана количественная оценка содержания живого и неживого BOB в водах с разной динамической активностью. Установлено, что увеличение роли живого вещества и снижение роли детрита происходят с увеличением трофности вод. Максимальное увеличение (до 48%) доли живого вещества обнаружено в слое термоклина над глубиной залегания второго по величине градиента плотности в восточной части тропического района. Поверхностная взвесь представлена в основном планктонным детритом на разной стадии деструкции.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА И ЕГО ОБИЛИЕ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОСНОВНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ДИНАМИКИ ВОД

Планктонные водоросли, являясь первичным звеном продукционных цепей, во многом обуславливают закономерности распределения и жизнедеятельности зоопланктона. Поэтому сведения о видовом составе, концентрации, особенностях распределения фитопланктона, суточных изменениях его количества важны при изучении функционирования экосистем открытого океана.

Исследования растительного планктона открытых районов Индийского океана, ограниченных 55-90° в. д., 8° ю. ш. и 17° с. ш., приходилось на 70-80-е годы (Георгиев, 1977; Ковалева, Кузьменко, 1986; Крупаткина и др., 1985; Кузьменко, Сергеева, 1981; Кузьменко, Георгиева, 1977; Kovaleva, 1985). На основании анализа полученных данных авторы пришли к выводу, что количественное развитие фитопланктона тесно связано с особенностями динамики вод. Значения численности и биомассы планктонных водорослей невелики (5,0 – 13,0 млн. кл. м⁻³ и 10 – 71 мг м⁻³), что свидетельствует об олиготрофности вод открытых районов океана. Наряду с количественными характеристиками распределения растительных клеток в работах (Крупаткина и др., 1985; Kovaleva, 1985) приводятся сведения о видовой и размерной структурах водорослей, что представляет интерес при изучении питания зоопланктона. В феврале-марте 1987 г. в 23-м рейсе нис “Профессор Водяницкий” в этом районе океана автор изучал фитопланктон в широком комплексе экосистемных исследований.

Основная цель исследований заключалась в выяснении закономерностей пространственной и временной изменчивости количества и состава фитопланктона в зависимости от динамической структуры вод.

6.1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы фитопланктона собраны на двух полигонах, расположенных в Южной (4°00' - 7°00' ю. ш. и 64°30' - 67°30' в. д.) и Северной (0°30' - 6°30' с. ш. и 86°00' - 90°00' в. д.) Субэкваториальных Дивергенциях. На I полигоне исследования проведены на 30, на II полигоне – на 17 станциях.

Кроме того, на обоих полигонах выполнено по одной двухсуточной станции, на которых пробы отбирали, как правило, через каждые 6 ч, проведено по 9 серий наблюдений. Всего собрано 402 пробы.

Пробы объемом 3 л отбирали из 27-литрового пластикового батометра с разных горизонтов: из верхнего квазигоризонтального слоя, слоя термоклина и в толще, расположенной ниже слоя термоклина. Горизонты определены в соответствии с данными о температуре, солености, хлорофилле. На I полигоне – от 0 до 100-120 м, на II полигоне – от 0 до 100-130 м.

С помощью воронки обратной фильтрации, используя нуклеопоровый фильтр (диаметр пор 1,1 мкм), пробы сгущали до 50 мл и фиксировали раствором Люголя. Через 3-5 дней после исчезновения желтоватого оттенка воды пробы снова фиксировали 40%-ным раствором формалина. Каждый фиксатор добавляли из расчета 1 мл на 50 мл морской воды. По возвращении из рейса пробы отстаивали и сгущали до 3 мл. Подсчет клеток водорослей проводили в двукратной повторности в капле объемом 0,05 мл на счетной пластинке под микроскопом МБИ-6 при увеличении в 45-630 раз с последующим пересчетом на 1 л или 1 м³ воды. Биомассу водорослей рассчитывали по объему планктонных организмов (Кузьменко, 1975).

6.2. ФИТОПЛАНКТОН В ЗОНЕ ЮЖНОЙ СУБЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ

I полигон расположен в Южной Субэкваториальной Дивергенции, имеющей место в результате взаимодействия Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения (см. гл. 2).

На I полигоне обнаружено 310 видов, относящихся к 3 отделам водорослей (табл. 3). Видовая принадлежность мелких жгутиковых не устанавливалась. Наибольшим числом видов представлен класс Dinophyceae (динофлагеллята).... Второе место по обилию видов принадлежит диатомовым (Bacillariophyceae), в составе которых обнаружено 86 видов. Кокколитофорида (Prymnesiophyceae), занимающие по числу видов третье место, состояли из 58 видов и Dictyochophyceae – 5 видов.

Т а б л и ц а 3. Таксономический состав фитопланктона

ОТДЕЛ	I полигон		II полигон	
	п	%	п	%
Dinophyta	155	50,0	129	40,3
Bacillariophyta	86	27,7	155	48,5
Prymnesiophyta	58	18,7	30	9,4
Chrysophyta	5	1,7	3	0,9
Cyanophyta	3	1,0	2	0,6
Chlorophyta	1	0,3	1	0,3
Прочие	2	0,67	0	0
Всего	310	100,0	320	100,0

* п - число видов.

Основную массу фитопланктона составляют океанические виды, свойственные открытым водам океана: *Planktoniella sol*, *Corethron hystrix*, *Thalassiothrix frauenfeldii*, *T. mediterranea*, *Chaetoceros peruvianus*, *C. dictyota*, *C. dadayi*, *Asteromphalus heptactis*, *Rhizosolenia styliformis*, *R. bergonii*, *Proboscidea alata* и др. Однако в планктоне отмечены и неперитические виды (9%) – *Chaetoceros affinis*, *C. compressus*, *Dactyliosolen fragillissimus*, *Cylindrotheca closterium*, *Protoperdinium steinii* и др.

Из динофитовых водорослей чаще всего встречались виды рода *Gymnodinium*, а также *Scrippsiella trochoidea*, *Oxytoxum gladiolus*, *O. ovale*, *O. mediterranea*, *Prorocentrum minimum*, из диатомовых – *Pseudonitzschia delicatissima*, *Thalassiosira* sp., *Chaetoceros dictyota*, из кокколитофорид – *Emiliania huxleyi*, несколько видов из рода *Syracosphaera*.

Наибольшее число видов водорослей отмечено в северной динамически активной зоне на периферии циклонических вихрей (4°00' - 4°30' ю. ш. и 64°30' - 67°00' в. д.) и в районе интенсивного подъема вод (6°30' ю. ш. и 65°00' - 65°50' в. д.), наименьшее – в центральных районах полигона.

Значительное число видов сосредоточено в слое термоклина (56%), что в 1,4 раза больше, чем в квазигодородном слое, и в 2 раза больше, чем ниже слоя термоклина. Особенно резкое различие в количестве видов отмечено у диатомовых. В слое термоклина число видов этой группы превышало таковое в толще над термоклином в 2,6, а под термоклином – в 2 раза. Заметной разницы между числом видов перидиниевых водорослей и кокколитофорид в квазигодородном слое и слое термоклина не обнаружено, однако глубже слоя термоклина оно уменьшалось соответственно в 2,3 и 1,9 раза. К северу полигона отмечена некоторая тенденция увеличения числа видов динофитовых и кокколитофорид в квазигодородном слое, в центральной и южной частях количество

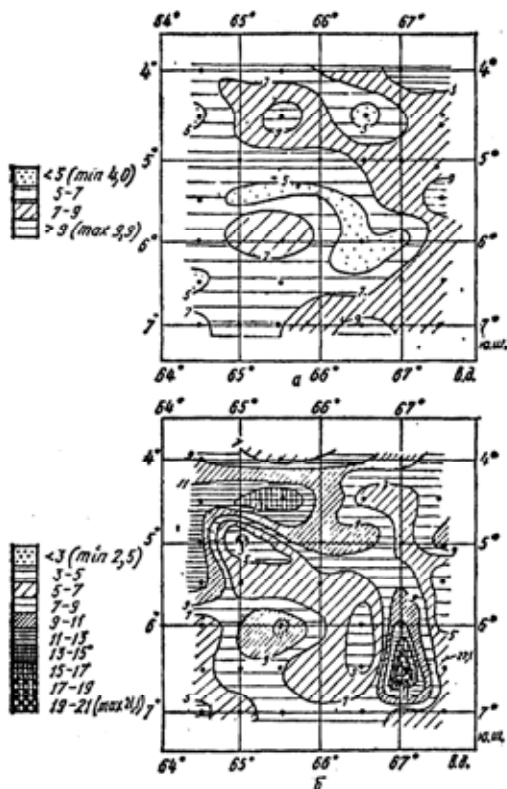


Рис. 68. Распределение численности, млн кл. \cdot м $^{-3}$, (а) и биомассы, мг \cdot м $^{-3}$, (б) фитопланктона в слое фотосинтеза (0 - 85 - 120 м) на I полигоне

мовые сосредоточены были в слое термоклина, где средний объем клеток составил 4000 мкм 3 против 600 в квазиоднородном слое и 2800 мкм 3 в толще, расположенной глубже слоя термоклина.

В целом же размерный состав водорослей характеризовался чертами, присущими фитопланктону тропической зоны Мирового океана, где преобладают водоросли мелких размеров.

Сложная динамическая структура в районе исследований определяет неравномерность распределения фитопланктона. Районы с наибольшей неоднородностью приурочены к периферии циклонических вихрей. Так, относительно высокие величины численности (более 9,5 млн. кл. м $^{-3}$ в слое фотосинтеза 0 - 100 - 120 м) отмечены на севере (ст. 3195, 3203) и юге (ст. 3230) полигона (рис. 68, а), т. е. на периферии дивергентной зоны, где в результате подъема вод, богатых биогенными веществами, создавались благоприятные условия для развития фитопланктона. Биомасса в этих районах колебалась от 8,3 до 22,1 мг м $^{-3}$ (рис. 68, б).

Аналогичные показатели численности планктонных водорослей получены и на стыке струй циклонического и антициклонического вихрей (ст. 3191, 3222), где биомасса на ст. 3222 была 11,4 мг м $^{-3}$. Относительно высокая биомасса водорослей (10,6 мг м $^{-3}$)

видов динофитовых несколько возрастает в слое термоклина, у кокколитофорид этого не отмечено. В целом, для всего полигона зарегистрирована высокая степень сходства видового состава, особенно доминирующих форм.

Размеры клеток водорослей колебались от 2,5 до 2000 мкм, или в объемном измерении от 11 до 770 000 мкм 3 . Наиболее мелкими были представители синезеленых, мелких жгутиковых, кокколитофорид и большая часть динофитовых - от 2,5 до 10-25 мкм. Это организмы округлой формы. Однако среди динофитовых овальные водоросли встречались и больших размеров - 30-70, продолговатые - 130-780 мкм. Диапазон линейных размеров диатомей характеризуется значительным размахом: по длине от 10 до 2000 мкм, а по диаметру от 2,5 до 79 мкм.

Средний размер и рассчитанный по ним объем водорослей, относящихся к разным отделам, за исключением диатомовых, по глубине во всей исследуемой толще практически не изменялись.

Наиболее же крупные диато-

обнаружена и на ст. 3192 в зоне конвергенции и обусловлена нахождением крупных форм из рода *Rhizosolenia*, *Proboscia* и *Pseudosolenia*. Наиболее массовыми в названных районах (исключая ст. 3195) были динофитовые, мелкие жгутиковые и кокколитофориды, по биомассе доминировали динофитовые (30 – 75% общей массы). На ст. 3195 заметная роль по численности наряду с мелкими жгутиковыми принадлежала диатомовым, последние преобладали по биомассе (59% общей массы).

Минимальные величины численности и биомассы ($4 - 5,2$ млн. кл. м^{-3} и $3,7 - 5,6$ мг м^{-3}) зарегистрированы в центре полигона ($5^{\circ}30' - 6^{\circ}30'$ ю. ш. и $66-67^{\circ}$ в. д.). В этом районе особенно резко уменьшается количество диатомовых водорослей. Численность их была менее 1 млн. кл. м^{-3} , в то время как в более активных районах на севере и юге полигона количество их превышало $1-2$ млн. кл. м^{-3} .

В целом, во всей исследуемой толще проявляется незначительная тенденция увеличения (в $1,2$ раза) численности и биомассы в северной части полигона. По данным Л.В. Кузьменко (гл. 8) показатели первичной продукции возрастают с $70-100$ мг С $\text{м}^2 \text{день}^{-1}$ на юге до $305-433$ мг С $\text{м}^2 \text{день}^{-1}$ на севере (т.е. более чем в 4 раза). Это свидетельствует, вероятно, о лучшем физиологическом состоянии планктонных водорослей на севере полигона.

Количественные показатели фитопланктона на I полигоне были невелики. Средняя численность в слое фотосинтеза составила $6,6$ млн. кл. м^{-3} , биомасса – $8,0$ мг м^{-3} .

Распределение фитопланктона на акватории полигона характеризуется неравномерностью и на разных глубинах слоя фотосинтеза, в частности в верхнем квазиоднородном слое и в слое термоклина. В целом, сохраняются те же закономерности, что и во всей исследованной толще. Некоторое несовпадение максимальных значений численности и биомассы объясняется разноразмерным составом водорослей. Так, в квазиоднородном слое при незначительной биомассе возрастание количества растительных клеток отмечено в зоне дивергенции и на стыке дивергентных и конвергентных вод по 65° в. д. между $5^{\circ} - 6^{\circ}30'$ ю. ш. Пятно повышенной биомассы при относительно малом количестве водорослей зарегистрировано по 67° в. д. и $6^{\circ}30'$ ю. ш. в зоне взаимодействия струй циклонального и антициклонального вида.

При сходстве в характере распределения численности и биомассы фитопланктона во всем исследованном слое и слое термоклина имеются некоторые различия. В частности, повышенные значения величин численности в термоклине отмечены на востоке по $5^{\circ} - 5^{\circ}30'$ ю. ш. и 67° в. д., биомассы – на западе полигона на тех же широтах, но по 64° в. д. на стыке разнонаправленных струй циклонального и антициклонального вида.

Вертикальное распределение фитопланктона определяется вертикальной стратификацией водных масс. Максимальные показатели на полигоне отмечены в слое температурного скачка ($8,2$ млн. кл. м^{-3} и $10,8$ мг м^{-3}). Они в $1,5-2$ раза превышали соответствующие значения в выше и ниже лежащих слоях.

На рис. 69 видно, что распределение численности, как правило, согласуется с распределением биомассы. Отдельные случаи несогласования пиков численности и биомассы по горизонтам, в частности на ст. 3203 (максимум численности на глубине 60 м – $17,4$ млн. кл. м^{-3} , биомассы на 50 м – $53,5$ мг м^{-3}) обусловлены различным соотношением крупных и мелких видов фитопланктона. Следует отметить, что в слое термоклина увеличение биомассы в основном имело место за счет диатомовых из родов *Rhizosolenia*, *Proboscia*, *Pseudosolenia*, *Dactyliosolen*, *Coscinodiscus*, *Asteromphalus* и некоторых форм динофитовых водорослей из родов *Pyrocystis*, *Ceratium*, *Podolampas*, *Amphisolenia* и др. Повышение численности отмечено за счет представителей всех систематических групп, за исключением динофитовых, число которых было идентично с квазиоднородным слоем.

Фотосинтетическая активность планктонных водорослей в слое термоклина была наиболее высокой, о чем свидетельствует, с одной стороны, более низкое (в $1,6$ раза) по сравнению с квазиоднородным слоем содержание фосфатов, израсходованных в этом слое растительными клетками, а с другой – повышенное количество хлорофилла и относительно высокий уровень первичной продукции (см. гл. 7).

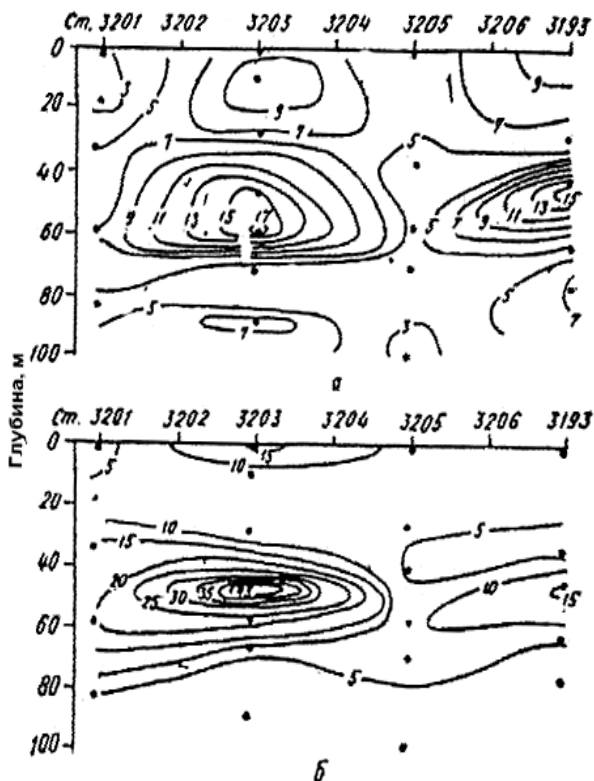


Рис. 69. Вертикальное распределение численности, млн. кл.м^{-3} , (а) и биомассы, мг.м^{-3} , (б) фитопланктона на разрезе по $4^{\circ}30'$ с.ш.

6.3. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА НА I ПОЛИГОНЕ

Суточные изменения численности и биомассы под 1 м^2 в слое 0-100-110 м исследованы на ст. 3143 (рис. 70). Максимальная численность, как в первые, так и во вторые сутки отмечена в 18 ч., минимальная — ночью (рис. 70, а). В целом, количество водорослей днем было в 1,4 раза выше, чем ночью. Характер изменений кривой биомассы, как правило, совпадал с изменениями численности. Однако в 6 ч. утра при общем снижении числа водорослей наблюдалось повышение биомассы, обусловленное наличием в планктоне крупных клеток диатомей, обитающих на глубинах 70-90 м: *Asteromphalus heptastis*, *Rhizosolenia hebetata* f. *semispina*, *Coscinodiscus* sp. и др. Увеличение биомассы фитопланктона в дневное время было более существенным (в 2,1 раза), чем численности.

Общий характер суточных изменений суммарного фитопланктона на разных глубинах исследуемой толщи несколько различен (рис. 71). Так, в верхней толще квазиодно-

родного слоя до глубины 25 м максимальные значения численности и биомассы отмечены в то же время, что и во всем слое фотосинтеза. Однако минимальные количественные показатели здесь зарегистрированы не ночью, а на рассвете. Амплитуда суточных колебаний численности составила 1,8, биомассы – 3,2 раза.

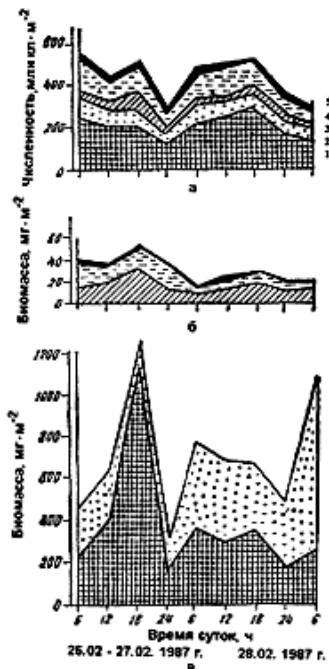


Рис. 70. Суточные изменения численности (а) и биомассы (б, в) фитопланктона в слое 0-100-110 м на 2-суточной ст. 3243 (I полигон):

1 - Dinophyta; 2 - Bacillariophyta; 3 - Chrysophyta; 4 - мелкие жгутиковые; 5 - Цианопхиты, прочие

mediterraneus, *Proboscia alata* f. *indica*, *Planktoniella sol* и др. Доля их по численности была мала (0,5-2,8%), а по биомассе – значительна (41,4-85,3%).

На глубине 100-110 м колебания между наибольшими (в 18 ч) и наименьшими (в 24 ч) значениями численности и биомассы невелики и не превышают соответственно 2,5 и 3,1 раза.

В целом, колебания численности и биомассы во всей исследуемой толще происходило за счет всех групп водорослей. Среднесуточная численность на этой станции во всем слое фотосинтеза составляла 4,4 млн. кл. м^{-3} (2,9-5,4 млн. кл. м^{-3}), биомасса – 7,6 $\text{мг} \text{м}^{-3}$ (3,2-14,0 $\text{мг} \text{м}^{-3}$). Аналогичные количественные показатели фитопланктона на двухсуточной станции были зарегистрированы в этом районе в январе 1983 г. (Klekowski, Sazhina, 1985; Ковалева, 1986).

У нижней границы над термоклином суточная динамика фитопланктона была выражена слабее. Превышение максимальных величин численности и биомассы (4,0 млн. кл. м^{-3} и 4,3 $\text{мг} \text{м}^{-3}$), отмеченное в 18 ч, как в первые, так и во вторые сутки, над минимальными (ночью) составило соответственно 1,2 и 1,7 раза. В слое термоклина особенно четко наблюдается периодичность убыли и нарастание количества фитопланктона (рис. 71). Причем в его верхней толще от 43 до 50 м максимальные показатели численности и биомассы отмечены в 12 ч. Отчетливо выражен минимум фитопланктона в вечернее время (в 18 ч), к ночи численность и биомасса сохранялись практически на уровне, зарегистрированном в 18 ч. В более глубоких слоях термоклина (60-100-110 м) максимальные численность и биомасса отмечены в 18 ч и лишь на глубинах 60-70 м - численность в 12 ч, биомасса - в 6 ч. Относительно высокая биомасса в конце наблюдения (6 ч) обнаружена на глубинах 80-90 м (см. рис. 71).

В слое 60-100-110 м уменьшение численности и биомассы отмечено ночью. Наиболее существенной была разница между максимальными и минимальными значениями численности и биомассы в слое 60-90 м: соответственно в 3,3-8,0 и 5,7-16,0 раза. Значительное различие по биомассе определялось наличием крупных диатомовых водорослей *Leptocylinthus*

6.4. ФИТОПЛАНКТОН В СЕВЕРНОЙ СУБЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ

II полигон расположен севернее экватора в зоне взаимодействия разнонаправленных течений – Северного Экваториального Течения и Экваториального Противотечения. Северная часть полигона занята водными массами Бенгальского залива. Подробные сведения по гидрологии полигона рассмотрены в гл. 2.

Систематический состав фитопланктона на II полигоне несколько отличается от такового на I полигоне. Обнаружено 320 видов водорослей. По сравнению с I полигоном, отмечено высокое разнообразие диатомовых водорослей (Bacillariophyceae). Число видов из классов Dinophyceae и Prymnesiophyceae было меньшим (табл. 4). ... Подавляющее количество видов также относилось к океаническому, на долю неритических приходилось 10%. Среди диатомей по числу видов выделялись роды *Chaetoceros* (32 вида), *Proboscia*, *Rhizosolenia*, *Pseudosolenia* (всего 21 вид), *Nitzschia* и *Pseudonitzschia* (7), среди динофитовых – *Oxytoxum* (19), *Protoperidinium* и *Peridinium* (15), *Ceratium* (13), среди кокколитофорид – *Syracosphaera* (10).

Наиболее часто встречающимися из диатомовых были *Chaetoceros dictyota*, *Pseudonitzschia delicatissima*, *Nitzschia* sp., *Proboscia alata*, *Leptocylindrus mediterraneus*, из динофитовых – различные виды из рода *Gymnodinium*, *Prorocentrum minimum*, *Scrippsiella trochoidea*, *Oxytoxum gladiolus*, из кокколитофорид – *Emiliania huxleyi*.

Наибольшее разнообразие водорослей обнаружено на разрезе по 86° в. д., особенно на юге в районе конвергенции (ст. 3245, 3246), на периферии циклонического вихря по 89-90° в.д. и 3°30' - 4°30' с. ш. (ст. 3256, 3258-3260), наименьшее зарегистрировано на северо-востоке полигона (ст. 3264, 3265).

Максимальное количество видов отмечалось в слое термоклина. В квазиоднородном слое и глубже термоклина число видов было 1,5 раза меньше. По количеству видов в квазиоднородном слое доминировали динофитовые, в слое термоклина и глубже – диатомеи. Число видов Prymnesiophyceae с глубиной не изменялось.

В фитопланктоне преобладают виды, имеющие мелкие размеры клеток (от 2,5 до 10-25 мкм), - это синезеленые, мелкие жгутиковые, кокколитофориды, подавляющая часть динофитовых водорослей. В отличие от I полигона в этом районе значительно возрастает доля крупных диатомей. У этой группы водорослей наблюдалось наибольшее различие между минимальными и максимальными размерами клеток (длина от 8 до 1000, диаметр от 2,5 до 220 мкм).

Квазиоднородный слой заселен относительно небольшими по размеру водорослями, средний объем их составляет 1500 мкм³. С глубиной размеры клеток возрастали: в зоне термоклина – до 2980, глубже термоклина – 3500 мкм³. Следует отметить, что нахождение особенно мелких клеток в квазиоднородном слое и укрупненных – в слое термоклина зарегистрировано в одном и том же районе – на периферии циклонического вихревого образования (ст. 3255, 3256, 3259, 3260). Причем разница между размерами клеток в верхнем квазиоднородном слое и в слое термоклина составила в среднем 5,3 раза (2,3-7,6 раза), на остальной акватории – 2 раза. Исключение составляет разрез вдоль 86° в. д., где квазиоднородный слой и слой термоклина по размерному составу практически не различались.

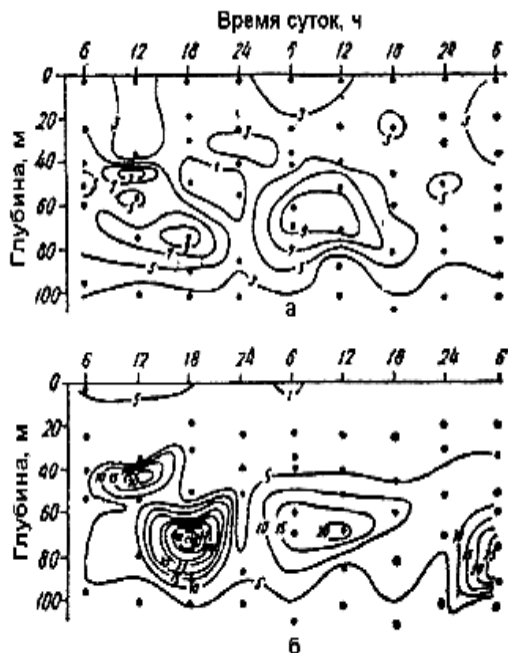


Рис. 71. Суточные изменения численности, млн. кл. м^{-3} , (а) и биомассы, мг м^{-3} , (б) фитопланктона на разных глубинах ст. 3243 (I полигон)

В целом, размеры (2500 мкм^3) клеток водорослей на II полигоне были в 2 раза больше, чем на I полигоне.

Исследованный район характеризовался повышенным (в 1,2 раза) содержанием биогенных элементов ($0,92 \text{ мкг ат. л}^{-1}$) по сравнению с выявленными на I полигоне. Это во многом способствовало лучшему развитию фитопланктона, особенно крупных форм диатомовых водорослей.

В среднем количество ($8,6 \text{ млн кл. м}^{-3}$) и биомасса ($21,9 \text{ мг м}^{-3}$) фитопланктона в слое фотосинтеза на II полигоне было соответственно в 1,3 – в 2,7 раза выше, чем на I полигоне.

Пространственное распределение планктонных водорослей во всей исследованной толще вод представлено на рис. 71. Численность фитопланктона в зависимости от района колебалась от $3,1$ до $39,6 \text{ млн кл. м}^{-3}$, биомасса – от $4,2$ до $106,6 \text{ мг м}^{-3}$. Максимальные численность и биомасса зарегистрированы вдоль 86° в. д. на юге полигона в зоне конвергенции (ст. 3245, 3246), где обнаружена также повышенная концентрация хлорофилла (гл. 7). Пятно скопления фитопланктона (но меньшей плотности, чем в предыдущем районе) отмечено на северо-западной и южной перифериях вихревого образования (ст. 3252, 3254, 3259 – 3261). Здесь численность и биомасса по сравнению с фоновыми величинами были в 2,5–3,3 раза выше. По данным Л.В.Кузьменко (см. гл. 7),

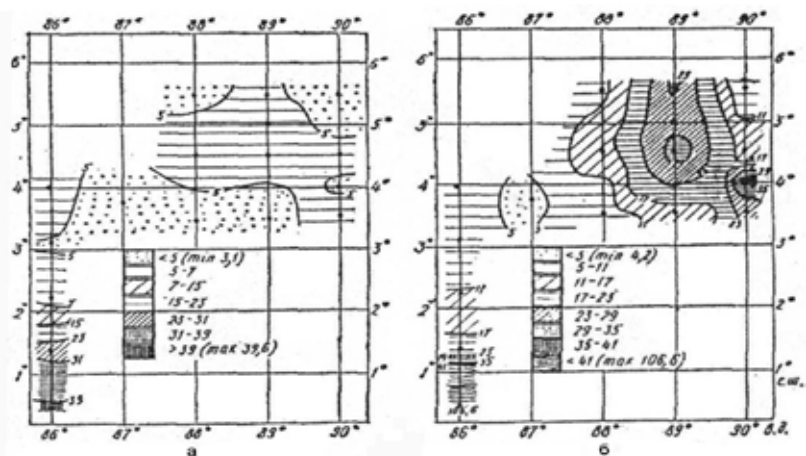


Рис. 72. Распределение численности, млн кл \cdot м $^{-3}$, (а) и биомассы, мг \cdot м $^{-3}$, (б) фитопланктона в слое фотосинтеза 0 – (100 – 115) м на II полигоне

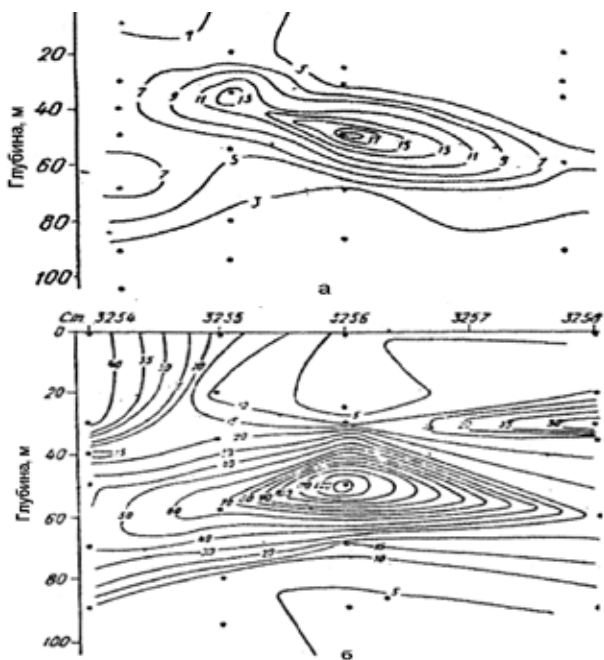


Рис. 73. Вертикальное распределение численности, млн кл \cdot м $^{-3}$, (а) и биомассы, мг \cdot м $^{-3}$, (б) фитопланктона на разрезе вдоль 86° в.д. на II полигоне

обнаружены значительная концентрация хлорофилла и относительно высокая первичная продукция фитопланктона.

Пятно максимальной численности (в среднем $6,8 \text{ млн кл. м}^{-3}$) и биомассы ($22,3 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) фитопланктона в квазиоднородном слое находилось на северо-западной периферии вихревого образования (ст. 3252, 3254, 3255). Аналогичная численность была найдена на севере разреза вдоль 86° в. д. Наибольшей численности в этом слое достигали *Gymnodinium sp.*, *Prorocentrum minimum*, *Scrippsiella trochoidea*. Значительную часть биомассы составляли крупные диатомовые водоросли из родов *Rhizosolenia*, *Proboscia*, *Pseudosolenia*, *Dactyliosolen*, что обусловило существенное её повышение в этом районе.

Основное количество фитопланктона на II полигоне концентрировалось в слое термоклина. Численность и биомасса составляли в среднем $11,2 \text{ млн кл. м}^{-3}$ и $27,9 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, что в 2,8-3,4 раза выше соответствующих показателей в квазиоднородном слое.

Пространственное распределение планктонных водорослей в слое термоклина в общих чертах согласуется с распределением их во всем слое фотосинтеза, т.е. повышенное значение численности и биомассы характерны для южной части полигона (по 86° в. д.) и районов, расположенных на обширной периферии циклонического вихря. ... Оценка доли общей численности и биомассы основных групп водорослей в пятнах наибольших скоплений фитопланктона позволило выявить некоторые различия. Так, на юге полигона вдоль 86° в. д. в слое термоклина по численности преобладали диатомеи (93%), доминирующей была *Pseudonitzschia delicatissima*. В центральной части полигона, в его северо-западной половине (ст. 3252, 3253-3255), ведущее место по численности (40%) принадлежало динофитовым (мелкие *Gymnodinium sp.*, *Scrippsiella trochoidea*, *Oxytoxum gladiolus*), диатомовые водоросли здесь представлены в основном видами рода *Chaetoceros*: *C. dicheta*, *C. curvisetus*, *C. eibonii* (28%).

В юго-восточной части полигона (ст. 3256, 3259, 3260) по количеству клеток доминировали диатомеи (66%): виды рода *Chaetoceros*, а также *Bacteriastrium elongatum*, *Fragilariopsis oceanica*. По биомассе на всех станциях преобладали крупные диатомовые водоросли (55-98%): *Proboscia alata*, *Proboscia alata f. indica*, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Guinardia striata*, *Rhizosolenia hebetata f. semispina*, *Coscinodiscus sp.*, *Leptocylindrus mediterraneus* и др.

Вертикальное распределение фитопланктона рассмотрено на примере продуктивной зоны, расположенной на разрезе вдоль 90° в. д. На рис. 73 видно, что основное количество водорослей сосредоточено в слое термоклина, где численность и биомасса соответственно в 5 и в 1,8 раза выше, чем в квазиоднородном слое. Исключением является ст. 3254, где численность и биомасса водорослей в толще воды над термоклином были соответственно в 1,5 и 1,8 раза выше, чем в слое температурного скачка за счет развития крупных видов из р. *Proboscia*, *Pseudosolenia*. Распределение численности по вертикали не всегда совпадает с распределением биомассы. Несогласование пиков численности и биомассы обнаружено на ст. 3255, где максимальное количество растительных клеток зарегистрировано на глубине 35 м, биомассы – на 55 м и на ст. 3258, где наибольшая численность водорослей была на горизонте 60 м, биомассы – на 30 м. В направлении от периферии (ст. 3254, 3258) к центру разреза (ст. 3255, 3256) в верхнем квазиоднородном слое в общей численности фитопланктона возрастала роль динофитовых (от 30-39 до 69-61%), а доля диатомовых, напротив, резко уменьшалась (от 30-26 до 6,3%). Мелкие жгутиковые по численности на периферии разреза занимали третье, а в центре – второе место. Доля остальных групп водорослей была невелика. В слое термоклина по численности доминировали диатомовые водоросли, за исключением ст. 3255, где ведущей группой были динофитовые (66%).

В квазиоднородном слое и слое термоклина основную биомассу (58,5-95,1%) создавали крупные диатомовые водоросли. Характер распределения суммарной биомассы фитопланктона (на ст. 3264-3258) согласуется с распределением хлорофилла и величин первичной продукции (см. гл. 7).

6.5. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА НА II ПОЛИГОНЕ

В суточной динамике численности фитопланктона на II полигоне в первые и во вторые сутки выявлен четкий максимум в 18 ч. В темное время суток отмечено снижение количества клеток (рис. 74). Надо отметить, что различие между дневным увеличением численности фитопланктона и затем ночным спадом незначительное (в 1,1 раза). Более существенной была разница (в 2,3 раза) между показателями биомассы в светлое и темное время суток.

Характер изменения биомассы у представителей Prymnesiophyta, Cyanophyta и мелких жгутиковых совпадал с изменениями общей численности. Биомасса динофитовых водорослей на протяжении первых суток практически не изменялась, а некоторая тенденция к уменьшению отмечена лишь

в темное время - как в первые, так и во вторые сутки. Максимум биомассы во вторые сутки наблюдался в 12 ч за счет появления крупных форм *Goniaulax digitale*, *Ceratium setaceum*. Наиболее резкие (в 3 раза) колебания биомассы в течение наблюдаемого периода проявились у диатомей. Максимальные показатели в первые сутки были в 12 ч, во вторые - в 6 ч утра, минимальные - ночью (рис. 74).

На рис. 79 представлены суточные изменения численности и биомассы фитопланктона на разных глубинах. Показано, что увеличение количества водорослей от поверхности до глубины 50 м наблюдалось в 18 ч, в толще воды от 50 до 100-120 м - в 12 ч. Как и на I полигоне, наименьшая численность растительных клеток в квазиоднородном слое обнаружена на рассвете (6 ч), в слое термоклина - в темное время суток (24 и 3 ч) (рис. 75, а). Амплитуда колебания между максимальной и минимальной величинами численности возрастает с глубиной от 1,5 раза в квазиоднородном слое до 1,8-2,4 раза в слое термоклина (50-80 и 80-120 м). Изменения биомассы не всегда совпадали с изменениями численности, что связано с различным соотношением крупных и мелких форм. Минимальная биомасса в первые сутки в квазиоднородном слое была утром в начале наблюдений, во вторые - ночью. В слое термоклина самые низкие показатели зарегистрированы ночью (рис. 75, б). Максимальная биомасса в первые сутки на всех глубинах отмечена в 12 ч, во вторые сутки - в 6 ч утра. Возрастание биомассы обусловлено развитием

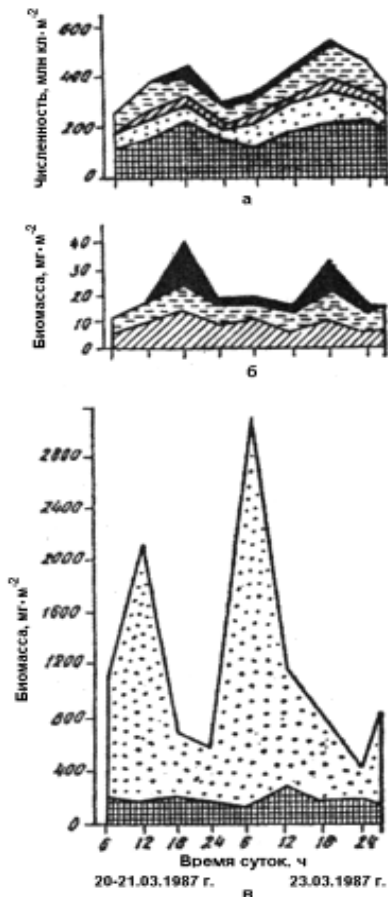


Рис. 74. Суточные изменения численности (а) и биомассы (б, в) фитопланктона в слое 0 - (90-130) м на 2-х суточной ст. 3265 (II полигон). Обозначения: см. рис. 70

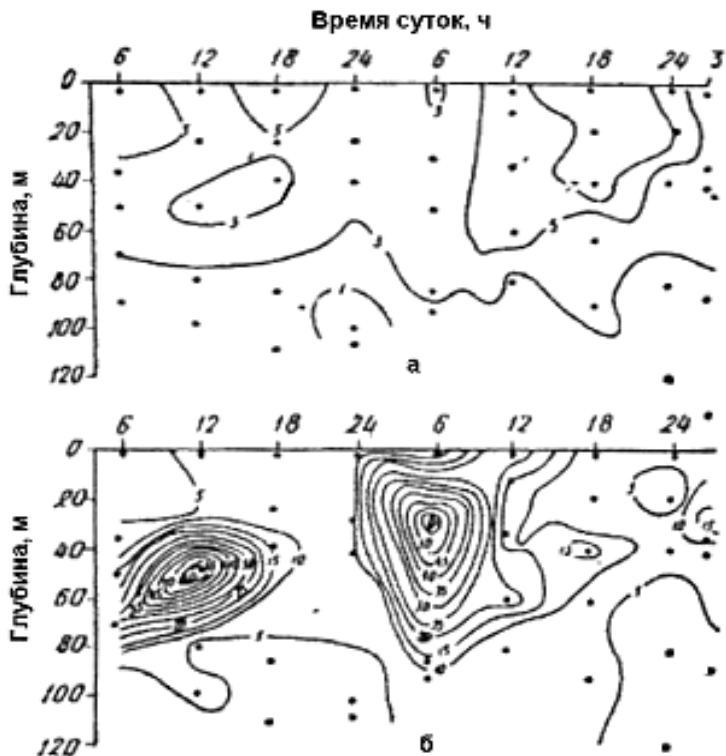


Рис. 75. Суточные изменения численности, млн. кл. м^{-3} , (а) и биомассы, мг м^{-3} , (б) фитопланктона на различных глубинах ст. 3265 (II полигон)

крупных водорослей: в квазиоднородном слое – *Proboscia alata*, *Rhizosolenia robusta*, в слое термоклина – *R. bergonii*, *R. imbricata*, *Planctoniella sol*, *Odontella sp.*, *Asteromphalus heptactis* и др. Доля крупных форм растительных организмов в общем количестве фитопланктона по сравнению с I полигоном была выше и составляла по биомассе до 90%, по численности – до 6%. Развитию крупных форм диатомовых водорослей способствовало повышенное содержание биогенных элементов за счет переноса их с водами Бенгальского залива. Содержание нитратов (от 8 до $25 \text{ мкг ат}^{-1} \text{ л}^{-1}$) и нитритов ($0,1\text{--}0,5 \text{ мкг ат}^{-1} \text{ л}^{-1}$) в слое 50–80 м несколько выше по сравнению с водами I полигона. На этих же глубинах отмечены и наибольшие значения фосфатов ($0,3\text{--}1,6 \text{ мкг ат}^{-1} \text{ л}^{-1}$, см. гл. 4).

Различия между максимальными и минимальными величинами биомассы в слое от 0 до 50 м составляли 7 раз, от 50 до 80 м – 16, глубже – 4 раза. Сходные результаты по суточной динамике планктонных водорослей в районах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций получены ранее (Kovaleva, 1985; Ковалева, Кузьменко, 1986).

Было также отмечено увеличение количества фитопланктона в светлое время суток и уменьшение ночью. Пределы изменений увеличивались с глубиной.

Суточные изменения численности и биомассы фитопланктона, безусловно, являются отражением биологических и абиотических процессов, протекающих в водной толще. В частности, увеличение количества водорослей в дневное время можно рассматривать как повышение активности деления клеток в светлое время суток (Ланская, 1967; Столбова, 1985) и проявление слабого выедания их зоопланктоном. Значительное потребление фитопланктона зоопланктонными организмами в морских водоемах происходит в основном в ночное время (Беклемишев, 1955; Marshall, Orr, 1955; Петипа, 1958, 1981; Ковалева, 1975). Сопоставление данных Л.И.Сажиной (см. гл. 11) о распределении микрозоопланктона на I и II полигонах показало, что повышенные его скопления, как и фитопланктона, зарегистрированы в слое термоклина, где нами отмечены наибольшие изменения численности и биомассы фитопланктона от светлого к темному времени суток. Это свидетельствует, вероятно, о том, что интенсивное питание происходит именно в слоях максимальных концентраций.

На изменения численности и биомассы фитопланктона в течение суток могут влиять и динамические процессы. Замечено, что на II полигоне во вторые сутки наблюдалось увеличение (в 1,5 раза) численности и биомассы водорослей по сравнению с первой половиной наблюдений. В связи с дрейфом судна не исключено, что во вторые сутки работы были проведены в других водах. Толщина верхнего квазиоднородного слоя в водах II полигона за период наблюдений изменялась от 38 до 15 м. Наименьшим этот слой (15-20 м) был 21.03 (12-18 ч) и 22.03 (24 ч). Вероятно, в это время происходил интенсивный подъем вод, обогащенных биогенными веществами, что благоприятно отразилось на развитии фитопланктона.

В целом, среднесуточные численность и биомасса фитопланктона на суточной станции 3265 были невысокими: 3,9 млн кл. м^{-3} (2,7-5,9 млн. кл. м^{-3}) и 12,8 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (6,0-34,5 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$). По результатам наших исследований, проведенных в феврале 1983 г. в районе Северной Субэкваториальной Дивергенции, численность и биомасса сохраняются на этом же уровне (Ковригина, 1985; Kovaleva, 1985).

6.6 ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На I полигоне обнаружено 310, на II полигоне – 320 видов фитопланктона, относящихся к шести отделам. ... На I полигоне по числу видов доминируют динофитовые, на втором месте стоят диатомовые водоросли, на третьем – кокколитофорида. На II полигоне по количеству видов преобладают диатомовые, второе место принадлежит динофитовым. Как и на I полигоне, кокколитофорида стоит на третьем месте. Остальные отделы водорослей представлены на полигонах единичными видами.

Большая часть видов принадлежит к океаническому комплексу, неритические виды немногочисленны (9-10%) и поступают, очевидно, в район I полигона с Экваториальным Противотечением, несущим аравийские воды, а на II полигон – с водами Бенгальского залива.

Максимальное число видов на I полигоне зарегистрировано в северной зоне на периферии циклонического вихря (4°00'-4°30' с. ш. и 65°30'-67°00' в. д.) и в районе взаимодействия струй циклонического и антициклонического вида (6°30' с. ш. и 65°00'-65°50' в. д.), минимальное – в центральном районе полигона.

На II полигоне наибольшее число видов наблюдалось в южном районе вдоль разреза по 86° в. д. (зона конвергенции) и на периферии вихревого образования (3°30'-4°30' с. ш. и 89°00'-90° в. д.). Наименьшее разнообразие видов отмечено на северо-востоке полигона.

В фитопланктоне на полигонах преобладают мелкие водоросли, характерные для тропических районов океана. В целом, размеры клеток на I полигоне (1200 мкм^2) были в

2 раза меньше, чем на II (2500 мкм^3), что объясняется наличием крупных диатомей на II полигоне, развитию которых способствовала лучшая обеспеченность биогенными веществами.

Распределение количественных показателей фитопланктона носит пятнистый характер, что связано с динамикой вод. Наиболее высокие численность и биомасса приурочены, как правило, к перифериям циклонических вихрей и стыками струй циклонального и антициклонального вида. На I полигоне это район между $4^{\circ}00'-4^{\circ}30'$ ю. ш. и $64^{\circ}30'-67^{\circ}00'$ в. д.; $6^{\circ}30'$ ю. ш. и $65^{\circ}00'-65^{\circ}50'$ в. д., $6^{\circ}00'-7^{\circ}00'$ ю. ш. и 67° в. д. Численность здесь составила более $9,5 \text{ млн. кл.} \cdot \text{м}^{-3}$, а биомасса – $8,3-24,0 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Наиболее низкие показатели численности и биомассы ($4,0-5,2 \text{ млн. кл.} \cdot \text{м}^{-3}$ и $3,7-5,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) обнаружены в центре полигона.

На II полигоне максимальные значения численности и биомассы зарегистрированы в южном районе вдоль по разрезу $86^{\circ}00'$ в. д. (зона конвергенции) – до $39,6 \text{ млн. кл.} \cdot \text{м}^{-3}$ до $106,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Пятно повышенных скоплений фитопланктона (в среднем $6,3-5,3 \text{ млн. кл.} \cdot \text{м}^{-3}$ и $22,8-33,2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) отмечено на периферии циклонического образования ($3^{\circ}30'-4^{\circ}30'$ с. ш. и $89^{\circ}00'-90^{\circ}30'$ в. д.). Самые низкие значения численности и биомассы отмечены на северо-востоке полигона.

Вертикальное распределение фитопланктона определяется характером плотностной стратификации водной массы. Максимальные значения численности и биомассы как на I, так и на II полигонах отмечены в слое термоклина, где замедляется скорость погружения фитопланктона.

Общий характер распределения количественных показателей по акватории в слое фотосинтеза определяется изменениями их в слое термоклина.

В целом численность ($8,6 \text{ млн. кл.} \cdot \text{м}^{-3}$) и биомасса ($21,9 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) фитопланктона в слое фотосинтеза на II полигоне соответственно в 1,3 и 2,7 раза выше, чем на I полигоне ($6,6 \text{ млн. кл.} \cdot \text{м}^{-3}$ и $8,0 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Более высокая биомасса на II полигоне объясняется более крупным размерным составом планктонных водорослей вследствие динамических процессов.

По количественному развитию фитопланктона исследуемые районы I и II полигонов можно отнести к олиготрофным.

Суточная динамика численности и биомассы фитопланктона на I и II полигонах характеризуется увеличением этих показателей днем и уменьшением ночью, что, очевидно, определяется суточным ритмом размножения водорослей и выеданием их зоопланктоном.

СВЯЗЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ С РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ ХЛОРОФИЛЛА А И БИОМАССОЙ ФИТОПЛАНКТОНА В РАЗНЫХ РАЙОНАХ ДИНАМИЧЕСКОЙ ЗОНЫ

Синтезированное фитопланктоном в процессе фотосинтеза органическое вещество является первым трофическим уровнем в любой экосистеме. Поэтому количественные исследования растительного планктона, его продукции, концентрации хлорофилла, связей между этими показателями, распределения по акватории в зависимости от структуры и динамики вод позволяют дать оценку состояния первичного автотрофного звена. Эти исследования при одновременном изучении последующих гетеротрофных уровней дают возможность выявить некоторые закономерности функционирования экосистемы и вскрыть механизмы формирования скоплений планктона различного масштаба в том или ином районе океана.

Район наших исследований – приэкваториальные динамически активные воды Индийского океана. Здесь в результате взаимодействия струй различных течений наблюдаются мощные фронтальные зоны, возникают разномасштабные циклонические и антициклонические круговороты, что оказывает влияние на уровень развития, продукцию и распределение организмов. Экосистемы, в том числе их первичные звенья, этого района и в целом открытых вод океана изучены слабо.

Настоящая работа является продолжением исследований (Kuzmenko, 1985; Sidko et al., 1985; Кузьменко, 1986), выполненных в комплексной программе по изучению экологических систем в динамических зонах Индийского океана (Петипа, 1986, а).

Цель наших исследований состояла в определении: а) уровня продуцирования первичного органического вещества суммарным фитопланктоном и отдельными видами планктонных водорослей, б) концентрации хлорофилла, в) пространственного распределения и временной изменчивости этих показателей в зависимости от структуры и динамики вод в Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенциях, г) установлении связей между первичной продукцией, качественными и количественными характеристиками фитопланктона, концентрацией хлорофилла, д) выявлении общих закономерностей пространственного распределения показателей продукции фитопланктона, хлорофилла в северо-западной части и приэкваториальной зоне Индийского океана.

Работа выполнена на двух полигонах: I полигон (49 станций) в водах Южной и II полигон (19 станций) в водах Северной Субэкваториальных Дивергенций. В районе каждого полигона с целью изучения временной изменчивости значений первичной продукции и содержания хлорофилла проведены исследования на двухсуточных станциях (интервал между сериями отбора проб составил 3 ч) в комплексе со сбором материала по фитомикрзоопланктону, взвеси, гидрологии и гидрохимии. Первичная продукция определена для 635 проб (1237 измерений), концентрация хлорофилла измерена в 746 пробах*.

Пробы для определения первичной продукции и концентрации хлорофилла отбирали 27-литровым пластиковым батометром параллельно с пробами для исследования фитомикрзоопланктона и взвеси. Выбор горизонтов (8-12) отбора проб в слое 0-165 м проводили в соответствии с гидрологическими данными (положением верхней и нижней границ термоклина, максимальных градиентов температуры, солености в слое термоклина), полученных с помощью зондирующего комплекса "Исток-5".

Первичную продукцию измеряли радиоуглеродным методом в модификации (Сорокин, 1960) или с применением имитации световых условий в специальном палубном инкубаторе. Использовался раствор бикарбоната натрия, меченного по углероду (^{14}C), предварительно

* Сбор проб и измерения концентрации хлорофилла выполнены С.В. Жоровым.

очищенного от CO_2 и других включений путем перегонки исходного раствора изотопа через слабый раствор NaOH . Исходная активность ($2,1 \cdot 10^6$ имп·мин⁻¹·мл⁻¹) определялась на пленочной сцинтилляционной установке ВЖС-05 с последующим пересчетом для торцового счетчика. Слякки объемом 250 мл, заполненные водой с поверхности и различных горизонтов (для коэффициента K_p), после внесения изотопа экспонировались в течение 2-4 ч в светлое время суток (в период с рассвета до 15 ч). После экспозиции воду из слянок фильтровали при слабом вакууме (0,1-0,3 атм) на фильтры "Sartorius" с диаметром пор 0,45-0,60 мкм и фильтрующей рабочей поверхностью диаметром 2 см. Фильтры обрабатывали 2 мл 1%-го раствора HCl и 5 мл ультрафильтрата морской воды. Радиоактивность фильтров определяли в экспедиционных условиях на газовом счетчике СБТ-13 с ошибкой $\pm 10\%$ на установке ПП-16. При расчете величин первичной продукции учитывали темновую фиксацию и адсорбцию ^{14}C . Зависимость фотосинтеза от подводной облученности измеряли на суточных станциях *in situ* для вод каждого полигона. Для станций, которые приходились на вечерние и ночные часы, первичная продукция рассчитывалась по концентрации хлорофилла с использованием данных о вертикальном распределении фотосинтетически активного фитопланктона (коэффициент K_p) и ассимиляционных числах (ac) для близлежащих станций. Освещенность в течение дня для поверхности океана измерялась люксметром Ю-116.

Относительное значение в суммарной первичной продукции отдельных видов и групп водорослей для поверхностных вод определено на 7 станциях I полигона и на 5 станциях II полигона с применением автордиографии (Watt, 1971). Здесь же отобраны пробы фитопланктона для количественного и качественного анализов. Приготовление препаратов, покрытие их эмульсией типа МА и подсчет треков проводили согласно методикам (Гутельмахер, 1973, 1986; Knoechel, Kalf, 1976). Содержание углерода в клетках фитопланктона в зависимости от их массы и систематической принадлежности рассчитывали по формулам (Mullin et al., 1960; Strathmann, 1967) и нашим данным (Кузьменко, 1975).

Статистическая обработка полученных и анализируемых материалов проведена на ЭВМ.

7.1. ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ХЛОРОФИЛЛ a В ЮЖНОЙ СУБЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ

I полигон располагался в зоне Южной Субэкваториальной Дивергенции, возникающей здесь в результате взаимодействия разнонаправленных струй Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения. На акватории полигона выделяются дивергенция по 6° ю. ш. и конвергенция по 5° ю. ш. (см. гл. 2). В северной части полигона обнаружен обширный циклонический вихрь с центром примерно на 4° ю. ш. и 66° в. д., образованный при взаимодействии Экваториального Противотечения и северной ветви Южного Пассатного Течения. Исследованиями охвачена южная часть вихря. В водах Южного Пассатного Течения, в южной части полигона, отмечено несколько мелких локальных вихрей циклонического и антициклонического типа, что приводит к возникновению зон подъема и опускания вод. Проследим, как динамика и структура вод этого района океана оказывают влияние на уровень первичной продукции и концентрацию хлорофилла и их распределение по акватории полигона.

Значения первичной продукции для поверхности на полигоне варьировали от 0,3 до 6,0 мг $\text{C} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$. Наиболее высокая величина продукции фитопланктона получена для юго-западной периферии циклонического вихря (ст. 3203). Вокруг этой зоны и в центре вихря (ст. 3197) продукция составляла 2,5-4,9 мг $\text{C} \cdot \text{м}^{-3}$. Отмечается некоторое увеличение пер-

вичной продукции ($3\text{--}5 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) на станциях, расположенных на перифериях локальных антициклонических круговоротов по 5° ю. ш. В северо-западной части полигона (ст. 3199–3201) значения продукции довольно низкие ($0,5\text{--}1,0 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$). Поверхностные воды Южно-Пассатного Течения также характеризовались величинами первичной продукции ниже $1 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ и лишь в зоне дивергенции в районе 6° ю. ш. они повышались до $1,6 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. Характер распределения значений продукции по акватории полигона в более глубоких слоях в общих чертах сохраняется. Величины от $2,9$ до $4,7 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ в среднем для квазиоднородного слоя и у верхней границы термоклина получены для юго-западной части циклонического вихря и на периферии антициклонов в северной части полигона (ст. 3207, 3208, 3210). Южнее 5° уровень первичной продукции в квазиоднородном слое почти в 2 раза ниже, чем в его северной части (табл. 4). Некоторое увеличение продукции (до $2,6 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$; ст. 3222) наблюдалось в зоне дивергенции по 6° ю. ш. Толщина квазиоднородного слоя на полигоне составляла от 30 до 60 м, увеличиваясь в конвергентных и уменьшаясь в дивергентных зонах. Перепады температуры у верхней границы термоклина достигали $2\text{--}3^\circ\text{С}$.

Основная масса фотосинтетически активного фитопланктона в водах полигона концентрировалась в слое термоклина. В среднем здесь первичная продукция в 1,5–2,5 раза выше, чем в квазиоднородном слое и под термоклином. Следует отметить, что увеличение значений первичной продукции для этого слоя наблюдалось по всей акватории полигона, однако, как и для квазиоднородного слоя, для северной его части они в среднем были в 1,7 раза больше и составляли $2,6 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. На акватории полигона выделяются два пятна с первичной продукцией более $5 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. Это воды в центральной зоне циклонического вихря (ст. 3197), где продукция фитопланктона на глубине 55 м достигала $11,7 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. Здесь, по гидрохимическим данным (см. гл. 4), наблюдался интенсивный подъем глубинных вод с концентрацией фосфатов до $1,4 \text{ мкг-ат Р-л}^{-1}$. Аналогичные концентрации фосфатов в прилежащих водах отмечались только глубже 100–110 м. На периферии вихря продукция в слое термоклина была $2,4\text{--}4,6 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. Второе локальное пятно с продукцией до $6,4 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ наблюдалось на западной периферии сравнительно небольшого антициклонического круговорота в восточной части полигона. Как правило, самые высокие значения первичной продукции почти на всех станциях полигона получены для глубин, где отмечался второй максимальный градиент температуры в слое термоклина. Продукция фитопланктона здесь была в 2 и более раз выше, чем для поверхностных вод. Следует отметить, что на 70 % всех выполненных на этом полигоне станций наблюдалось совпадение глубин, на которых были получены наиболее высокие значения первичной продукции, концентрации хлорофилла, численности или биомассы фитопланктона в слое термоклина.

В исследованном под термоклином слое толщиной 33 ± 14 м уровень первичной продукции резко снижался и составлял в среднем менее $1 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{день}^{-1}$. Пятно в северной части полигона с повышенными, по сравнению с фоновыми, значениями первичной продукции от центра циклонического вихря сместилось к востоку, что, по-видимому, связано с изменением направленности течений в нижних слоях экваториальной зоны в районе ст. 3204–3206, 3216.

На рис. 76, а приведено вертикальное распределение значений первичной продукции на станциях по разрезу $4^\circ 30'$ ю. ш. Как видно, основная масса фотосинтетически активного фитопланктона концентрировалась в слое термоклина, причем наиболее высокие величины получены для глубин 50–60 м (до $8,7 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) на станциях, расположенных в южной и юго-западной зонах циклонического вихря (ст. 3202 – 3204). В квазиоднородном слое про-

дукция фитопланктона в 2-3 раза ниже, а глубже 90-100 м, как правило, не превышала $1 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$. Обращает на себя внимание довольно хорошее совпадение в расположении слоев с повышенными значениями первичной продукции и концентрации хлорофилла *a* (рис. 76, б).

Первичная продукция для вод I полигона, рассчитанная для всего исследованного слоя от 0 до 85-150 м, составляла от 0,5 до 4,5 (в среднем $1,7 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$). В пространственном распределении этих показателей по акватории полигона в целом сохраняются те же закономерности (рис. 77, а), которые выявлены для отдельных горизонтов, слоев и рассмотрены выше.

Суммарная первичная продукция в столбе воды под 1 м^2 варьировала в районе исследований от 54 до $471 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$ и составляла в среднем $178,9 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2}$. Распределение суммарных значений продукции фитопланктона для слоя 0-100 м приведено на рис. 77, б. Как видно, в зоне циклонического вихря на севере полигона отмечается незначительное увеличение первичной продукции – от $346 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2}$ в центральной его части до $385-471$ на его южной и юго-западной периферии (ст. 3202-3204). К востоку и западу от центра вихря первичная продукция значительно ниже ($110-163 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$). Уровень продуцирования первичного органического вещества фитопланктоном в водах Южного Пассатного Течения был почти в 2 раза меньше (см. табл. 4).

Т а б л и ц а 4. Средние значения первичной продукции и концентрации хлорофилла *a* для вод I полигона (49 станций)

Слой	Первичная продукция, мг $\text{С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$			Хлорофилл, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$		
	$\bar{X} \pm \sigma$	% общего количества для всего исследованного слоя $\pm \sigma$	$\bar{X}_c / \bar{X}_{ю}^*$	$\bar{X} \pm \sigma$	% общего количества для всего исследованного слоя $\pm \sigma$	$\frac{\bar{X}_c}{\bar{X}_{ю}}^*$
1	2	3	4	5	6	7
Поверхность, 0 м	$1,6 \pm 1,4$	—	$\frac{2,1}{-0,8}$	$0,08 \pm 0,02$	—	$\frac{0,08}{0,08}$
Квазиоднородный	$1,3 \pm 1,0$	$25,9 \pm 9,7$	$\frac{1,7}{0,8}$	$0,09 \pm 0,03$	$16,0 \pm 6,5$	$\frac{0,09}{0,09}$
Термоклин	$2,2 \pm 1,1$	$61,2 \pm 18,4$	$\frac{2,6}{1,8}$	$0,24 \pm 0,05$	$55,8 \pm 19,9$	$\frac{0,25}{0,17}$

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5	6	7
На глубине второго максимального градиента температуры в слое термоклина	3,4±1,6	—	$\frac{4,0}{2,7}$	0,33±0,06	—	$\frac{0,34}{0,30}$
Под слоем термоклина	0,9±0,7	18,4±17,7	$\frac{1,3}{0,8}$	0,18±0,07	32,0±18,1	$\frac{0,17}{0,20}$
Для всего исследованного слоя	0–108±14 м			0–137±19 м		
в 1 м ³	1,7±0,9		$\frac{2,1}{1,3}$	0,16±0,04		$\frac{0,17}{0,15}$
под 1 м ²	178,9±9 1,7		$\frac{216,0}{118,2}$	22,1±5,6		$\frac{22,1}{21,6}$

* \overline{X}_c и \overline{X}_y - соответственно средняя величина для северной и южной частей полигона.

Значения концентрации хлорофилла в поверхностных водах полигона варьировали от 0,04 до 0,14 мг·м⁻³. Пятно с повышенными концентрациями хлорофилла в северной части полигона по сравнению с данными по первичной продукции несколько смещено к востоку. Наиболее высокие (0,11-0,14 мг·м⁻³) значения получены для зоны взаимодействия струй разнонаправленных круговоротов (в районе ст. 3204, 3205 и 3208) южной периферии циклонического вихря на севере полигона и локального антициклонического образования в центральной зоне по 5° ю. ш. Довольно четко по повышенным концентрациям хлорофилла (до 0,12 мг·м⁻³) в поверхностных водах проявлялась зона дивергенции на 6° ю. ш. В зоне конвергенции в центральной части полигона (между 5° и 5°30' ю. ш.) и в водах Южного Пассатного Течения (южнее 6°30') содержание хлорофилла в основном ниже (0,05-0,07 мг·м⁻³).

В квазигодном слое и у верхней границы термоклина на севере полигона и в районе дивергенции по 6° концентрация хлорофилла увеличивалась до 0,15-0,22 мг·м⁻³. В пространственном распределении значений хлорофилла в среднем для квазигодного слоя сохранились примерно те же закономерности, что и для поверхностных вод. Содержание хлорофилла в квазигодном слое в северной и южной частях полигона в среднем было одинаковым (табл. 4).

С глубиной, в слое термоклина, содержание хлорофилла почти на всех станциях полигона возрастает примерно в 3 раза, а максимальные величины для исследованных вод (до 0,43 мг·м⁻³) получены на глубинах, где отмечен второй максимальный градиент температуры в термокline. Зона с наиболее высокими концентрациями хлорофилла (0,25-0,32 мг·м⁻³) в среднем для слоя термоклина в северной части полигона значительно расширилась. В южной части полигона концентрация хлорофилла в этом слое несколько ниже, а пространственное распределение по акватории мозаично, что, вероятно, связано с локальными зонами подъема и опускания вод. Под нижней границей термоклина, которая залегала в различных районах полигона на глубине 50-90 м, концентрация хлорофилла была ниже,

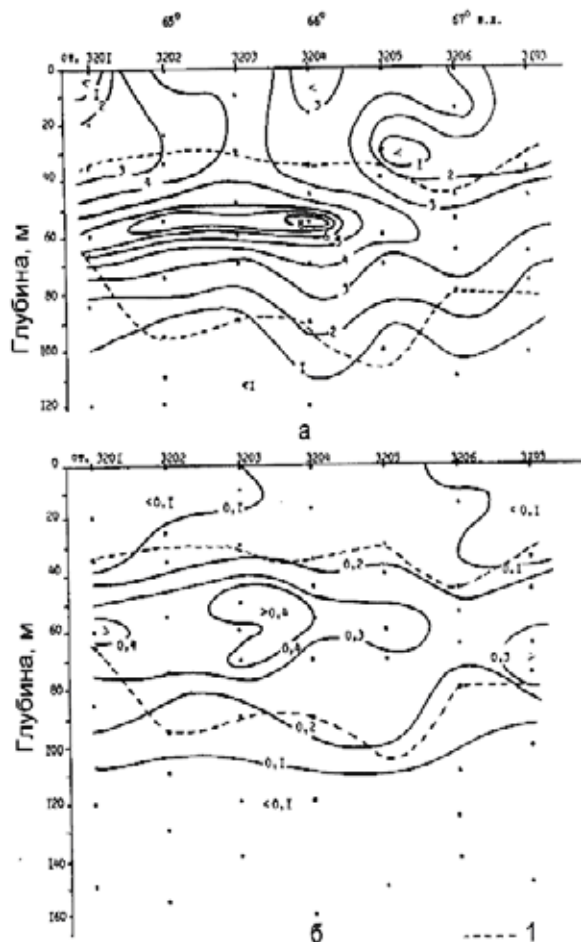


Рис. 76. Вертикальное распределение первичной продукции, $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$, (а) и хлорофилла *a*, $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$, (б) на разрезе по $4^{\circ} 30'$ ю.ш. на I полигоне.

1- верхняя и нижняя границы термоклина. Точки (здесь и далее на вертикальных профилях) – горизонты отбора проб

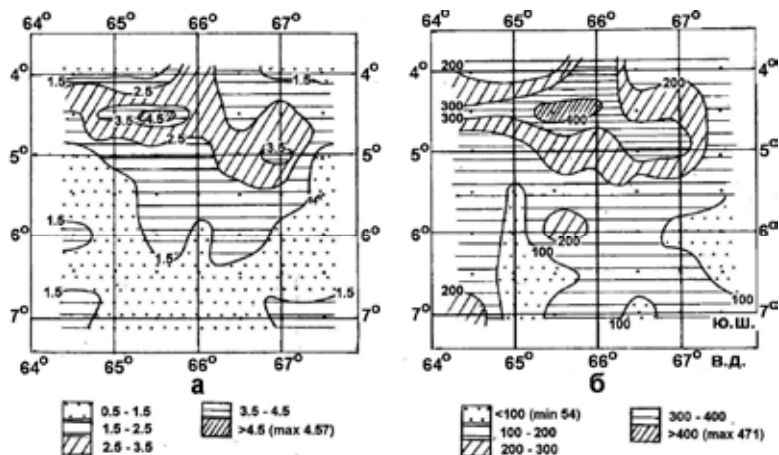


Рис. 77. Распределение первичной продукции на I полигоне: а – в слое от 0 до 85-150 м ($\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$); б – в слое 0 – 100 м ($\text{мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$)

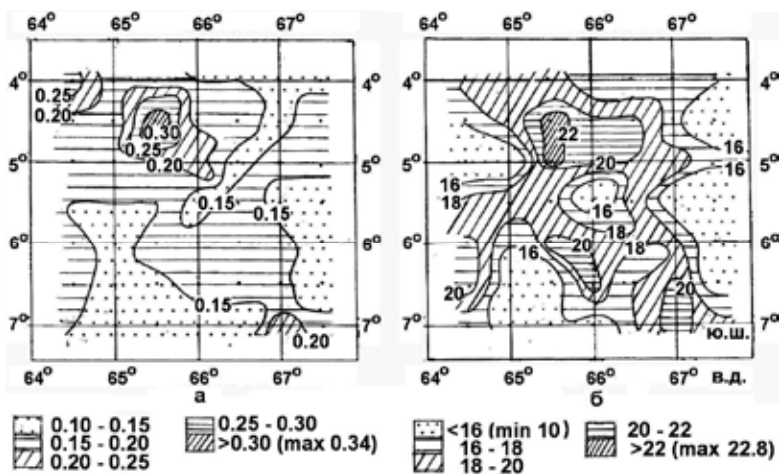


Рис. 78. Распределение хлорофилла *a* на I полигоне: а – в слое от 0 до 105-165 м ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$); б – в слое 0 – 100 м ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$)

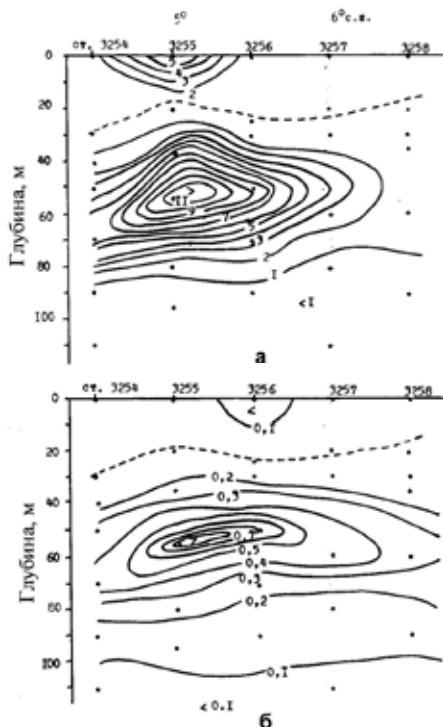


Рис. 79. Вертикальное распределение первичной продукции, $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$, (а) и хлорофилла a , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, (б) на разрезе по 89° в.д. на II полигоне

ражает характер подъема и опускания вод в этом районе. Так, на ст. 3201 слой термоклина резко сужается в результате интенсивного подъема глубинных вод ($4,26 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ на глубине 50 м). В районе ст. 3203 и 3193 подъем вод менее интенсивный ($1,9 \cdot 10^{-4} \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$). В этих зонах и получены наиболее высокие ($0,37-0,43 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) концентрации хлорофилла в слое 50-70 м. При опускании вод (между ст. 3204 и 3206) во всем исследованном слое 0-150 м содержание хлорофилла несколько ниже, однако воды с концентрацией $0,22-0,26 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ достигали глубин 90-100 м. В квазиоднородном слое и под термоклином концентрации хлорофилла сравнительно низкие.

Достоверной связи распределения первичной продукции, хлорофилла с концентрацией

чем в слое термоклина, но почти в 2 раза выше значений для поверхности и квазиоднородного слоя. Таким образом, в слое термоклина и под ним концентрировалось до 75-90% всей массы хлорофилла a . Для всего исследованного слоя от 0 до 105-165 м концентрации хлорофилла a варьировали от $0,10$ до $0,34 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и в среднем для полигона составляли $0,16 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Повышенные концентрации хлорофилла ($0,20-0,34 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) получены в северо-западной части полигона в зонах взаимодействия периферийных вод крупного циклонического вихря с локальными антициклоническими круговоротами (рис. 78, а). Более пятнисто выглядит пространственное распределение значений суммарного хлорофилла в столбе воды 0-100 м под 1 м^2 (рис. 78, б), что связано со сложной динамикой вод в районе полигона, наличием зон подъема и опускания вод. Довольно наглядно это проявляется при анализе вертикального распределения хлорофилла на разрезе по 43° ю. ш. (см. рис. 76, б). Положение нижней границы термоклина от-

фосфатов в слое 0-100 м по всему массиву данных обнаружить не удалось. В водах полигона содержание фосфатов в среднем для этого слоя варьировало от 0,60 до 0,95 мкг-ат Р·л⁻¹, составляя на поверхности в его северной части 0,20-0,37 мкг-ат Р·л⁻¹ и несколько ниже в водах Южного Пассатного Течения (см. гл. 4). Такие концентрации фосфатов не могут лимитировать развитие фитопланктона, уровень продукционных процессов, содержание хлорофилла. По-видимому, полное отсутствие в верхнем 30-50-метровом слое нитритов и нитратов и минимальная их концентрация в нижних слоях фотической зоны, которые были выявлены на двухсуточной станции в водах полигона, являются одним из основных факторов, тормозящих количественное развитие растительного планктона.

7.2. ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ХЛОРОФИЛЛ *a* В СЕВЕРНОЙ СУБЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ

П полигон располагается выше экватора в зоне Северной Экваториальной Дивергенции в области взаимодействия разнонаправленных крупномасштабных течений Северо-Восточного Муссонного Течения западного и юго-западного направления и Экваториального Противотечения. Северная часть полигона была занята распресненными водными массами Бенгальского залива. Результатом взаимодействия разнонаправленных струй этих течений является обширный циклонический вихрь, обнаруженный в восточной части полигона с центром на 4°30' с. ш. и 90° в. д. Исследованиями на полигоне охвачена только его западная половина. На северо-западе полигона обнаружен довольно крупный антициклонический круговорот (см. гл. 2). Динамическая ситуация на полигоне оказывала влияние на распределение показателей продукции фитопланктона и концентрации хлорофилла.

На акватории полигона выделяются две зоны с повышенными значениями первичной продукции (4,2-6,5 мг С·м⁻³·день⁻¹) в поверхностном слое: на южной (ст. 3260) и северо-западной перифериях циклонического вихря (ст. 3255) в зоне взаимодействия с периферийными водами антициклонического вихря. В прилежащих к этим зонам водах первичная продукция составляла 0,5-1,9 мг С·м⁻³ (в среднем – 1,5 мг С·м⁻³·день⁻¹).

Нижняя граница квазиоднородного слоя в центральной части циклонического вихря залегала на глубинах 10-15 м, заглубляясь в западной части полигона до 60 м и более. В этом слое, где концентрировалось в среднем 20 % всего фотосинтетически активного фитопланктона для слоя 0-100 м, первичная продукция была несколько ниже (от 0,3 до 3,1 мг С·м⁻³), чем для поверхностных вод. Некоторое увеличение показателей отмечено у верхней границы термоклина. Пятна с повышенными значениями продукции фитопланктона также наблюдались на периферии циклонического вихря. Эти же зоны хорошо прослеживались и при анализе пространственного распределения показателей продукции фитопланктона в слое термоклина. По гидрологическим данным (см. гл. 2), в северо-западной части полигона при взаимодействии вод циклонического вихря и периферийных вод антициклонического круговорота наблюдается фронтальная зона с резкими градиентами температуры на глубине 50 м (22 °С – ст. 3255 и 26 °С – ст. 3253, 3254) и повышенными в 2 раза (до 1,4 мкг-ат Р·л⁻¹) концентрациями фосфатов на этой же глубине в районе ст. 3255 по сравнению с близлежащими водами. По-видимому, это и приводит к увеличению численности и особенно биомассы фитопланктона (см. гл. 6), значений первичной продукции (до 8,6-11,9 мг С·м⁻³) и концентрации хлорофилла в слое 40-65 м (рис. 79).

Т а б л и ц а 5. Средние значения первичной продукции и концентрации хлорофилла *a* для вод II полигона (19 станций)

Слой	Первичная продукция, мг $C \cdot m^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$		Хлорофилл, $mg \cdot m^{-3}$	
	$\bar{X} \pm \sigma$	% общего количества для всего исследованного слоя $\pm \sigma$	$\bar{X} \pm \sigma$	% общего количества для всего исследованного слоя $\pm \sigma$
Поверхность, 0 м	1,5 \pm 1,5	—	0,10 \pm 0,03	—
Квазигоднородный	1,4 \pm 1,0	21,0 \pm 14,7	0,12 \pm 0,02	13,3 \pm 8,7
Термоклин	2,5 \pm 1,6	78,0 \pm 14,4	0,31 \pm 0,07	73,4 \pm 11,5
Под слоем термо-клина	0,2 \pm 0,1	3,2 \pm 2,4	0,11 \pm 0,04	12,1 \pm 8,6
Для всего исследованного слоя	0–100 \pm 9 м		0–140 \pm 13 м	
в $1m^3$	2,1 \pm 1,3		0,22 \pm 0,07	
под $1m^2$	214,8 \pm 12 0,8		28,9 \pm 7,3	

В центре циклонического вихря (ст. 3261) и на его южной периферии (ст. 3259-3260) первичная продукция в слое 40-60 м составляла 5,3-14,0 $mg \cdot C \cdot m^{-3}$. Вероятно, это связано с зоной дивергенции, которая наиболее четко проявлялась на глубине 50 м в водах по 3° с. ш., резко затем изгибалась к северу и проходила через центральную зону циклонического вихря. В слое термоклина концентрировалось до 78 % фотосинтетически активного фитопланктона. На большинстве станций полигона нижняя граница термоклина залегала на глубинах 90-135 м и лишь в зоне циклонического вихря поднималась к 80 м. В табл. 6 средние величины первичной продукции под слоем термоклина приведены только для станций, расположенных на разрезе по 90° в. д.

В пространственном распределении первичной продукции в среднем для всего исследованного слоя от 0 до 90-120 м выявляются два пятна с повышенными значениями (4,5-5,9 $mg \cdot C \cdot m^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$) на южной и северо-западной перифериях циклонического вихря. В центральной зоне вихря и прилежащих к нему водах продукция фитопланктона составляла 2-3,2 $mg \cdot C \cdot m^{-3}$ (рис. 80, а). Несколько ниже уровень продуцирования первичного органического вещества характеризовал фитопланктон в западной части полигона, где обнаружены антициклонические круговороты, и на разрезе по 86° в. д. (0,8-2,0 $mg \cdot C \cdot m^{-3}$). В столбе воды под $1 m^2$ слоя фотосинтеза первичная продукция на акватории полигона варьировала от 72 до 533 $mg \cdot C \cdot m^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$. В распределении этих показателей по полигону сохраняются те же закономерности, которые были выявлены для квазигоднородного слоя и для термоклина (рис. 80, б). В среднем для вод II полигона первичная продукция составляла 214,8 $mg \cdot C \cdot m^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$, что несколько выше по сравнению с исследованными водами Южной Субэкваториальной Дивергенции. Несмотря на то, что содержание фосфатов в среднем для слоя 0-100 м на II полигоне также было выше, чем на I полигоне, тем не менее наблюдалась положительная связь распределения показателей первичной продукции с концентрацией фосфатов в различных районах полигона ($r = 0,46$).

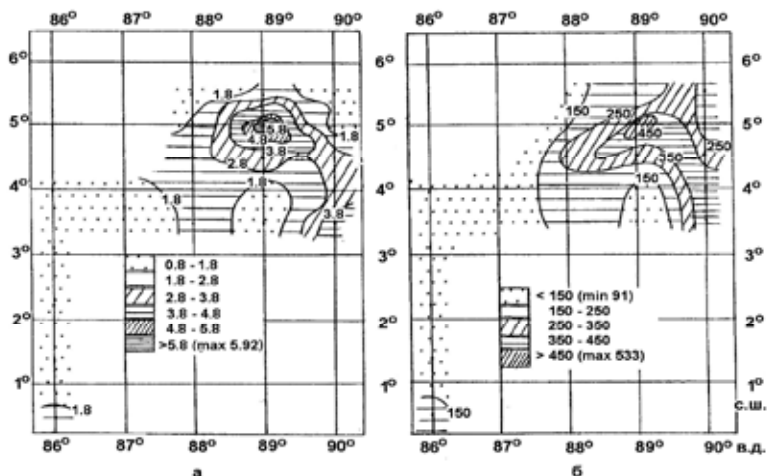


Рис. 80. Распределение первичной продукции на II полигоне: а – в слое от 0 до 90-120 м ($\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$); б – в слое 0 – 100 м ($\text{мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$)

В последние годы большое внимание уделяется вопросам исследования роли пико-планктона (2,0-0,2 мкм) в суммарной первичной продукции.

По данным Д.К.Крупаткиной (1988), В.Ли и др. (Li et al., 1983), Т.Платт и др. (Platt et al., 1983), в олиготрофных водах Атлантического океана пикопланктон может составлять 20-80 % первичной продукции.

Выяснение вклада различных размерных фракций фитопланктона, в том числе мельчайших автотрофных клеток, в первичную продукцию в северной части II полигона (ст. 3263, 3273) проведено путем последовательной фильтрации проб воды через фильтры "Sartorius" с различными размерами пор (12, 3 и 0,45 мкм). Результаты представлены в табл. 7. Оказалось, что самые мелкие (менее 3 мкм) клетки растительного планктона давали от 3,8 до 19 % суммарной продукции на различных глубинах исследованного слоя и в среднем составляли для ст. 3263 (9,3 \pm 3,2 %), а для ст. 3273 (13,0 \pm 3,8 %). Основными же продуцентами первичного органического вещества здесь были более крупные клетки, причем в среднем на долю фитопланктона с размером клеток более 12 мкм приходилось около половины всей первичной продукции (см. разд. 7.4, табл. 7).

Исследования вертикального распределения количества пикопланктона в приэкваториальных водах западной части Индийского океана (Заика, 1986) показали, что наибольшее его количество приходилось на глубины от 50 до 75 м. По данным для двух станций, выполненных нами в северной части II полигона, не представляется возможным выявить четкие закономерности в вертикальном распределении автотрофного пикопланктона. Так, на ст. 3263 наиболее высокой фотосинтетическая активность клеток этой группы была в термоклине под верхней границей температурного скачка, а на ст. 3273 примерно такой же пик отмечен и в нижней зоне термоклина (в слое 80-100 м).

Т а б л и ц а 6. *Размерная структура фотосинтетически активного фитопланктона в водах северной части II полигона*

Гори- зонт, м	Суммарная пер- вичная продукция, мг С · м ⁻³ · день ⁻¹	Размерная фракция (% суммарной продукции фитопланктона)		
		>12 мкм	12-3 мкм	3-0,45 мкм
Ст. 3263, 18.03.1987 г.				
0	1,02	57,8	33,6	8,6
17	0,39	47,9	37,6	14,5
30	3,33	37,7	51,4	10,9
47	3,02	54,6	41,6	3,8
73	0,55	61,2	30,0	8,8
103	0,40	40,2	50,2	9,6
Ст. 3273, 26.03.1987 г.				
0	1,38	51,0	40,6	8,4
25	1,94	49,0	32,0	19,0
45	1,63	38,5	51,8	9,7
80	0,74	41,8	43,8	14,4
100	0,26	54,8	31,5	13,7

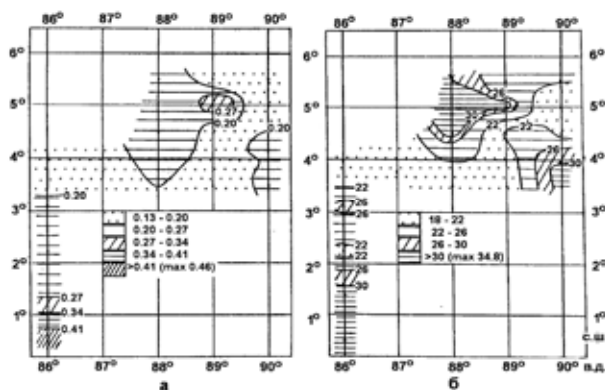


Рис. 81. Распределение хлорофилла *a* на II полигоне: а–в слое от 0 до 90-150 м (мг·м⁻³); б – в слое 0 – 100 м (мг·м⁻³)

Если в пространственном распределении первичной продукции в квазиоднородном слое, в термоклине и для всего слоя фотосинтеза в целом зоны повышенных значений совпадали, то в распределении хлорофилла такой четкой картины не наблюдалось. Так, на поверхности вод полигона распределение концентрации хлорофилла схоже с таковым для продукции фитопланктона. Наиболее высокие значения (0,14-0,16 мг · м⁻³) отмечались для

вод циклонического вихря, в том числе в его центральной части (ст. 3261), а также на его северо-западной периферии. На остальной части полигона и разрезе по 86° в. д. концентрация хлорофилла ниже ($0,06-0,11 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$). Для квазиоднородного слоя повышение значений отмечалось в конвергентной зоне на северо-западе полигона (ст. 3253), где над верхней границей термоклина концентрация хлорофилла достигала $0,40 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. Примерно такие же величины характеризовали воды циклонического вихря в восточной части полигона. Содержание хлорофилла в термоклине было почти в 3 раза ($0,31 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) выше по сравнению с данными в среднем для квазиоднородного слоя, где концентрировалось 62-84 % всей массы хлорофилла, измеренной в слое от 0 до 90-150 м. Следует отметить, что на большинстве станций полигона, особенно в западной его части, нижняя граница термоклина залегала значительно глубже нижнего горизонта отбора проб на хлорофилл. Наиболее высокое содержание хлорофилла ($0,38-0,44 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) отмечалось в водах южной периферии циклонического вихря и в северо-западной части полигона, где наблюдалось опускание вод. Максимальная для вод II полигона концентрация хлорофилла ($0,83 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) получена в слое термоклина на глубине 55 м на ст. 3255 (рис. 79, б) в районе взаимодействия вод северо-западной периферии циклонического вихря и антициклонического круговорота. Анализ данных, полученных в среднем для всего исследованного слоя, показал, что эти районы полигона также характеризовались наиболее высокими значениями концентрации хлорофилла *a* (рис. 81, а). В столбе воды от 0 до 100 м содержание хлорофилла варьировало от 18 до $34,8 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$ и составляло в среднем $23,9 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$, что в 1,4 раза больше, чем для вод в районе I полигона. Сравнительно высокие концентрации хлорофилла (более $30 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$) характерны для южной и северо-западной периферии циклонического вихря, в зоне конвергенции на западе полигона и вблизи экватора на разрезе по 86° в. д. (рис. 81, б).

7.3. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА И ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Данные о временной изменчивости количества фитопланктона, его продукции и концентрации хлорофилла очень важны для оценки общей биологической продуктивности вод, исследования пространственной неоднородности распределения этих показателей по акватории того или иного района океана, суточной динамики деления растительных клеток планктона, выедания их зоопланктоном, вертикальных миграций организмов.

С этой целью в северной части I полигона была выполнена двухсуточная станция. Отбор проб для определения содержания хлорофилла в верхнем 150-метровом слое проводился каждые 3 ч. Продукция фитопланктона измерялась также через 3 ч для различных горизонтов в слое 0-100 м с рассвета до 15 ч. Как видно из рис. 86, а, первичная продукция в первый и второй день на поверхности и в квазиоднородном слое увеличивалась к 15 ч в 1,3-2,5 раза (от 0,9 до $2,1 - 2,6 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{день}^{-1}$). Основная масса фотосинтетически активного фитопланктона в первый день утром концентрировалась в слое 20-90 м, к 15 ч этот слой уменьшился и весь активный фитопланктон находился в слое 60-80 м. Аналогичная картина

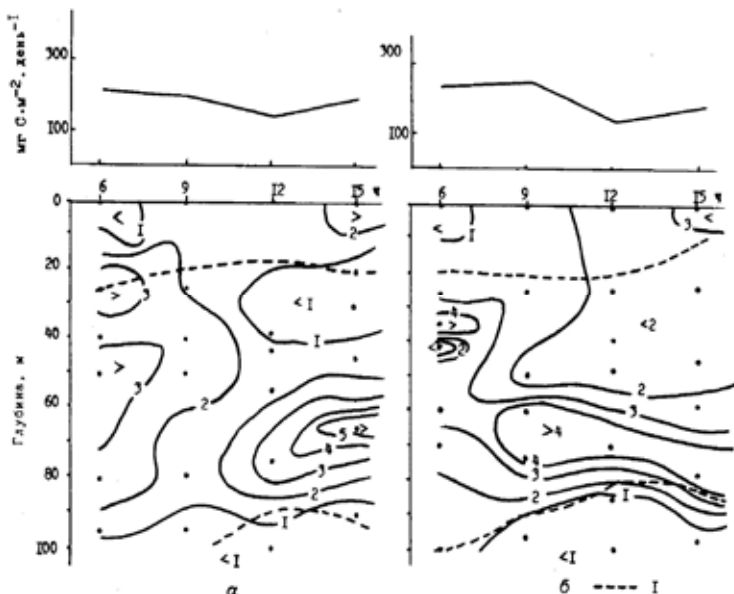


Рис. 82. Временная изменчивость показателей первичной продукции в водах I полигона в первый (а) и второй (б) день.

1 – верхняя и нижняя границы термоклина

наблюдалась и во второй день: на рассвете продукция фитопланктона была наиболее высокой (более $4 \text{ мг C} \cdot \text{м}^{-3}$) в слое 30–40 м, затем этот слой постепенно заглублялся и в 12–15 ч фотосинтетически активный фитопланктон концентрировался в слое 50–70 м. По-видимому, это связано с условиями освещенности, энергия которой в полдень достигала $0,6\text{--}0,9 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ для поверхности океана. Прирост клеток в результате деления в верхнем квазиоднородном слое к 15 ч и повышение значений первичной продукции свидетельствуют о том, что здесь фитопланктон адаптирован к высокой интенсивности света. В верхних слоях термоклина в полдень фотосинтез фитопланктона угнетался избытком освещенности, что отразилось и на суммарных значениях первичной продукции для всего исследованного слоя (рис. 86, б). Это подтверждается и экспериментами *in situ* при определении зависимости фотосинтеза (коэффициент K_T) от подводной облученности: максимальные значения фотосинтеза фитопланктона отмечены для слоя 40–60 м. Ранее нами (Кузьменко, 1986) было показано, что оптимумом облученности для фотосинтеза у растительного планктона в водах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций Индийского океана следует считать диапазон от $0,30$ до $0,42 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$.

Более четко суточная динамика проявляется по данным концентрации хлорофилла в

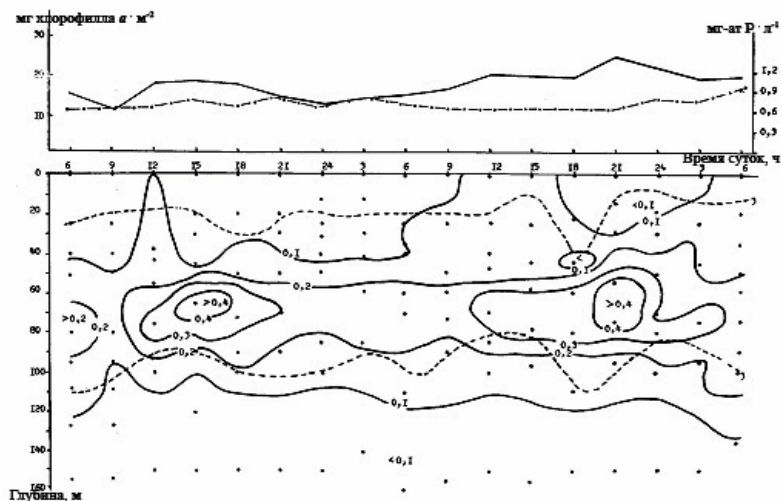


Рис. 83. Динамика концентрации хлорофилла *a* (1) и фосфатов (2) в водах I полигона в течение 2 суток; 3 – верхняя и нижняя границы термоклина

различных слоях исследованной водной толщи от 0 до 150-165 м. Для поверхности и в целом для квазигомогенного слоя отмечается увеличение в 1,5-2 раза массы хлорофилла с рассвета к 12-15 ч (рис. 83), затем концентрация хлорофилла снижается до минимальной в период с 24 до 3 ч. В термокline, где концентрировалась основная масса хлорофилла, суточные колебания более четкие по сравнению с выше- и нижележащими слоями. Наиболее высокие значения хлорофилла отмечались в 15-21 ч. Пятно с концентрацией хлорофилла до $0,48 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в слое 60-70 м, зарегистрированное в 15-18 ч в первые сутки, хорошо совпадает с повышенными значениями первичной продукции и количества фитопланктона (см. гл. 6). Следует отметить, что прирост массы хлорофилла в слое термоклина наблюдался со сдвигом во времени на 3-6 ч по сравнению с квазигомогенным слоем. Вечером и ночью содержание хлорофилла снижалось, а минимальным оно было в 3-6 ч. В это же время, напротив, повышалась численность микрзоопланктона в слое термоклина (см. гл. 10).

Содержание фосфатов в среднем для исследованного слоя в период проведения двухсуточной станции составило $0,6-0,9 \text{ мг-ат Р} \cdot \text{л}^{-1}$, что, по-видимому, не лимитировало развитие фитопланктона, тогда как нитриты с концентрацией $0,2-0,6 \text{ мг-ат л}^{-1}$ обнаруживались только в слое 40-90 м. Нитраты также практически отсутствовали в верхнем гомогенном слое (см. гл. 4).

В северной части II полигона была выполнена аналогичная двухсуточная станция. В первый день динамика продукционных процессов в исследованном слое была примерно такой же, как и в водах Южной Субэкваториальной Дивергенции. Наблюдалось увеличение значений первичной продукции с 6 до 9 ч почти в 2 раза, затем в полдень при избытке освещенности она понижалась. Основная масса фотосинтетически активного фитопланктона

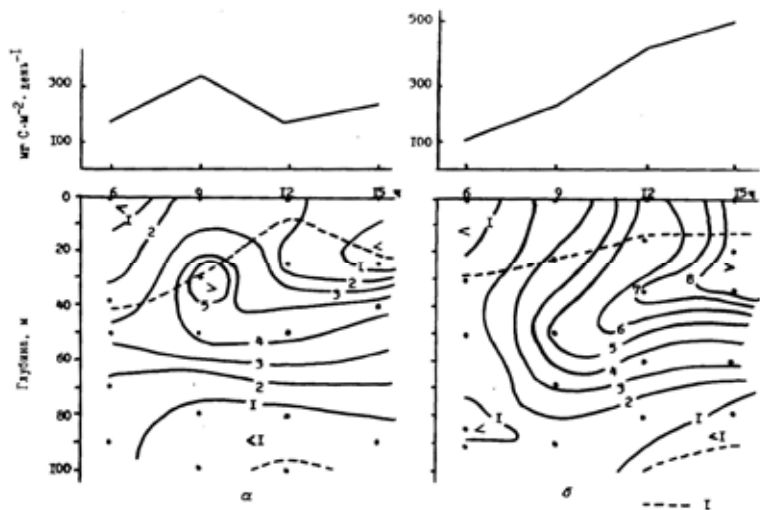


Рис. 84. Временная изменчивость показателей первичной продукции в водах II полигона в первый (а) и второй день (б).

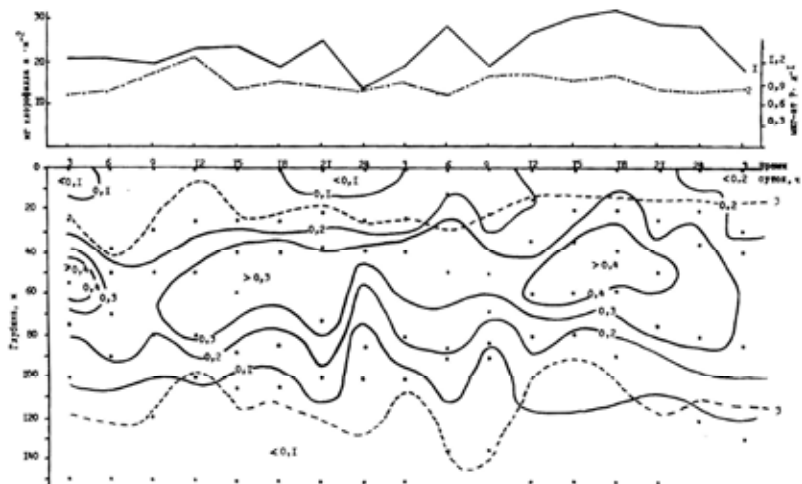


Рис. 85. Динамика концентрации хлорофилла *a* и фосфатов в водах II полигона в течение двух суток. Обозначения – см. рис. 83

($3\text{--}5 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$) концентрировалась сразу же под верхней границей термоклина (рис. 88). Второй день во время работ на станции был пасмурный, и освещенность в 12-15 ч для поверхности океана составляла $0,10\text{--}0,30 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$. При этих условиях наблюдалось увеличение продукции фитопланктона с 6 до 15 ч во всем исследованном слое в 4,5 раза (с $117,8$ до $536,7 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$). В верхнем 50-метровом слое продукция фитопланктона в 12-15 ч достигала $8,5 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$.

Основная масса хлорофилла и течение 2 сут концентрировалась, как и в районе I полигона, в термоклине. Наиболее высокие показатели ($0,35\text{--}0,50 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) отмечались для слоя 40-80 м, где была также сравнительно высокая концентрация клеток фитопланктона и микророзопланктонных организмов (см. гл. 6, 10). В первые сутки в квазигоризонтальном слое содержание хлорофилла было примерно на одном уровне ($0,09\text{--}0,13 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), тогда как на вторые сутки наблюдалось постепенное увеличение его массы с рассвета ($0,10 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) к 15-18 ч ($0,24\text{--}0,26 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Более четко суточные колебания в концентрации хлорофилла проявлялись в слое термоклина, особенно на глубинах от 40 до 80 м. Слои с повышенными концентрациями хлорофилла (более $0,30 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) в дневное время были толщиной до 50 м, а ночью уменьшались до 20 м. По-видимому, это обусловлено приростом общей биомассы фитопланктона в результате деления клеток в светлое время суток и потребления их зоопланктоном в вечерние и ночные часы, так как понижение концентрации хлорофилла отмечалось в основном в нижних слоях термоклина. Под слоем термоклина содержание хлорофилла было очень низким ($0,01 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) в течение всего периода наблюдений (рис. 85).

Каких-либо резких изменений в содержании фосфатов в среднем для всего исследованного слоя и выноса повышенных концентраций в верхний квазигоризонтальный слой не наблюдалось. В среднем для слоя 0-150 м их концентрация составила $0,86 \text{ мкг} \cdot \text{ат Р} \cdot \text{л}^{-1}$ и, по-видимому, не лимитировала развитие фитопланктона, содержание в клетках хлорофилла и продуцирование ими первичного органического вещества. Нитриты и нитраты практически отсутствовали в верхнем 30-40-метровом слое.

Наблюдения, проведенные нами ранее (Кузьменко, 1986; Kuzmenko, 1985; Sidko et al., 1985) примерно в этих же районах Индийского океана, показали, что концентрация хлорофилла с рассвета к 18 ч увеличивалась в слое 0-100 м в 1,5-2 раза. Основная масса хлорофилла с концентрацией $0,15\text{--}0,20 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ находилась в слое 30-75 м, где и наблюдались колебания в его содержании. В верхнем 25-30-метровом слое и глубже 75 м хлорофилла было мало ($0,05\text{--}0,07 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Более четко изменчивость в концентрации хлорофилла в слое 0-100 м в течение 2 сут прослеживалась в Северной Субэкваториальной Дивергенции. Здесь в отличие от хлорофилла основные суточные колебания показателей первичной продукции отмечались над верхней границей термоклина. Наиболее высокой (до $4 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$) продукция фитопланктона была в пробах, отобранных в 6 и 18 ч.

Исследованиями суточной динамики значений первичной продукции, выполненными нами в мае 1980 г. в период комплексной программы "КИПРИО-80" в северо-западной части Индийского океана ($57^{\circ}47'$ в. д. и $8^{\circ}38'$ с. ш.), выявлено, что основные колебания продукции фитопланктона наблюдались в верхнем 25-метровом слое. Здесь четко прослеживалось увеличение первичной продукции в 1,5-2 раза (до $3,2 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$) с рассвета к 15-18 ч. Отмечалось хорошее совпадение временной изменчивости показателей продукции фитопланктона с суточным ходом концентрации хлорофилла и фосфатов в фотическом слое.

Таким образом, изучение суточной динамики концентрации хлорофилла и первичной продукции показало, что в открытых районах Индийского океана эти показатели обычно

увеличиваются в 1,3-2,5 раз и более с рассвета к 12-18 ч в слое 0-100-150 м и затем снижаются в вечерние и ночные часы в результате потребления растительных клеток зоопланктоном. В зависимости от структуры водных масс, концентрации биогенных элементов в слое фотосинтеза, условий освещенности наиболее четко суточные изменения содержания хлорофилла, первичной продукции наблюдаются в квазиоднородном слое либо в слое термоклина.

7.4. ЗНАЧЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ И ГРУПП ФИТОПЛАНКТОНА В СУММАРНОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Измерение первичной продукции радиоуглеродным методом позволяет получить данные для смешанных популяций фитопланктона в том или ином районе океана, однако продукция отдельных видов остается неизвестной. Применяя в исследованиях метод трековой радиоавтографии, можно оценить относительное значение различных групп и видов в суммарной продукции. Параллельные с определением первичной продукции сборы проб фитопланктона и получаемые количественные и качественные характеристики дают возможность рассчитать абсолютные величины первичной продукции для индивидуальных клеток с помощью радиоавтографии. С этой целью проведены исследования в водах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций. Оценка роли отдельных видов фитопланктона в

Т а б л и ц а 7. Вклад отдельных видов и групп фитопланктона в суммарную продукцию на I и II полигонах, 0 м

Таксон	Первичная продукция	
	мг С·м ⁻³ ·день ⁻¹	%
I полигон		
Ст. 3191 (численность 6,5 млн.кл.; биомасса фитопланктона 3,8 мг·м ⁻³ ; Р·В ⁻¹ = 3,2)*		
Dinophyceae		
<i>Gymnodinium najadeum</i>	0,228	12,6
G. sp. 1-2	0,210	11,6
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,398	22,1
<i>Protoperidinium</i> sp.	0,167	9,3
Прочие	0,057	3,3
Итого	1,060	58,9
Bacillariophyceae	0,030	1,7
Prymnesiophyceae		
<i>Emiliania huxleyi</i>	0,045	2,4
<i>Discosphaera thomsoni</i>	0,065	3,6
Прочие	0,011	0,1
Итого	0,121	6,1
Мелкие жгутиковые	0,599	33,3
Всего	1,810	100,0
Ст. 3197 (численность 8,5 млн.кл.; биомасса фитопланктона 6,6 мг·м ⁻³ ; Р·В ⁻¹ = 4,7)		
Dinophyceae		
<i>Gymnodinium</i> sp. 1-2	2,553	54,3
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	1,330	28,3

<i>Goniaulax</i> sp.	0,094	2,0
Прочие	0,241	5,1
Итого	4,218	89,7
Bacillariophyceae	0,111	2,5
Prymnesiophyceae	0,024	0,6
Мелкие жгутиковые	0,342	7,3
Всего	4,695	100,0
Ст. 3202 (численность 4,2 млн.кл.; биомасса фитопланктона $9,3 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$; $P \cdot B^{-1} = 3,3$)		
Dinophyceae		
<i>Gymnodinium</i> sp. 1-3	1,832	42,6
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	1,135	26,4
<i>Protoperidinium steinii</i>	0,120	2,8
Прочие	0,193	4,5
Итого	3,280	76,3
Bacillariophyceae		
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	0,127	2,9
<i>Thalassionema frauenfeldii</i>	0,050	1,2
<i>Nitzschia</i> sp.	0,055	1,3
Прочие	0,138	3,2
Итого	0,370	8,6
Prymnesiophyceae	0,039	0,9
Мелкие жгутиковые	0,611	14,2
Всего	4,300	100,0
Ст. 3208 (численность 5,4 млн.кл.; биомасса фитопланктона $4,3 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$; $P \cdot B^{-1} = 7,6$)		
Dinophyceae		
<i>Prorocentrum minimum</i>	0,350	7,6
<i>Gymnodinium</i> sp. 1-4	3,110	67,6
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,451	9,8
Прочие	0,050	1,1
Итого	3,961	86,1
Bacillariophyceae	0,059	1,3
Prymnesiophyceae		
<i>Emiliania huxleyi</i>	0,110	2,4
Прочие	0,051	1,1
Итого	0,161	3,5
Мелкие жгутиковые	0,419	9,1
Всего	4,600	100,0
Ст. 3213 (численность 2,5 млн.кл.; биомасса фитопланктона $2,8 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$; $P \cdot B^{-1} = 2,6$)		
Dinophyceae		
<i>Prorocentrum minimum</i>	0,197	17,9
<i>Gymnodinium</i> sp. 1-3	0,478	43,5
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,186	16,9
<i>Oxytoxum gladiolus</i>	0,045	4,1
Прочие	0,054	4,9
Итого	0,960	87,3
Bacillariophyceae	0,022	2,0
Prymnesiophyceae		

<i>Emiliania huxleyi</i>	0,022	2,0
<i>Syracosphaera sp.</i>	0,030	2,7
Итого	0,052	4,7
Мелкие жгутиковые	0,066	6,0
Всего	1,100	100,0
Ст. 3228 (численность 4,9 млн.кл.; биомасса фитопланктона 5,7 мг·м ⁻³ ; P·B ⁻¹ = 6,7)		
Dinophyceae		
<i>Prorocentrum minimum</i>	0,096	16,0
<i>Pr. compressum</i>	0,009	1,5
<i>Gymnodinium sp. 1-3</i>	0,221	36,9
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,190	31,7
<i>Oxytoxum gladiolus</i>	0,009	1,6
Прочие	0,004	0,7
Итого	0,530	88,4
Bacillariophyceae	0,013	2,0
Prymnesiophyceae		
<i>Emiliania huxleyi</i>	0,018	3,0
Прочие	0,005	0,8
Итого	0,023	3,8
Мелкие жгутиковые	0,034	5,6
Всего	0,600	100,0
Ст. 3235 (численность 9,7 млн.кл.; биомасса фитопланктона 23,9 мг·м ⁻³ ; P·B ⁻¹ = 0,19)		
Dinophyceae		
<i>Prorocentrum minimum</i>	0,030	4,4
<i>Gymnodinium sp. 1-2</i>	0,052	7,6
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,070	10,1
<i>Protoperdinium steinii</i>	0,284	41,2
<i>Ceratium extensum</i>	0,059	8,5
<i>C.karstenii</i>	0,010	1,5
<i>Gyrodinium fusiforme</i>	0,023	3,3
Прочие	0,048	6,9
Итого	0,576	83,5
Bacillariophyceae	0,010	1,4
Prymnesiophyceae	0,057	8,2
Мелкие жгутиковые	0,047	6,9
Всего	0,690	100,0
II полигон		
Ст. 3247 (численность 16,3 млн.кл.; биомасса фитопланктона 14,1 мг·м ⁻³ ; P·B ⁻¹ = 0,15)		
Dinophyceae		
<i>Prorocentrum minimum</i>	0,150	46,8
<i>Gymnodinium sp. 1-2</i>	0,060	18,9
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,018	5,6
Прочие	0,011	3,5
Итого	0,239	74,8
Bacillariophyceae		
<i>Nitzschia sp. 1-4</i>	0,044	13,7
<i>Rhizosolenia spp.</i>	0	0

<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	0	0
<i>Proboscia alata</i>	0	0
Прочие	0,008	2,5
Итого	0,052	16,2
Prymnesiophyceae	0,004	1,1
Мелкие жгутиковые	0,025	7,9
Всего	0,320	100,0
Ст. 3251 (численность 5,5 млн.кл.; биомасса фитопланктона 8,9 мг·м ⁻³ ; P·B ⁻¹ = 0,80)		
Dinophyceae		
<i>Gymnodinium sp. 1-3</i>	0,226	24,3
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,183	19,7
<i>Protoperidinium steinii</i>	0,143	15,4
Прочие	0,046	4,9
Итого	0,598	64,3
Bacillariophyceae		
<i>Nitzschia sp. 1-3</i>	0,038	4,1
<i>Thalassiosira sp. 1-2</i>	0,030	3,2
<i>Rhizosolenia spp.</i>	0	0
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	0	0
<i>Proboscia alata</i>	0	0
Прочие	0,005	0,6
Итого	0,073	7,9
Prymnesiophyceae		
<i>Emiliania huxleyi</i>	0,095	10,3
<i>Syracosphaera sp. 1-4</i>	0,118	12,7
Прочие	0,001	0,1
Итого	0,215	23,1
Мелкие жгутиковые	0,044	4,7
Всего	0,930	100,0
Ст. 3254 (численность 25,6 млн.кл.; биомасса фитопланктона 43,3 мг·м ⁻³ ; P·B ⁻¹ = 0,36)		
Dinophyceae		
<i>Gymnodinium sp. 1-2</i>	0,550	39,3
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,136	9,7
Прочие	0,063	4,5
Итого	0,749	53,5
Bacillariophyceae		
<i>Nitzschia sp. 1-2</i>	0,046	3,3
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	0,034	2,4
<i>Bacteriastrium delicatulum</i>	0,055	3,9
<i>Detonula pumila</i>	0,097	6,9
<i>Rhizosolenia spp.</i>	0	0
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	0	0
<i>Proboscia alata</i>	0	0
Прочие	0,014	1,0
Итого	0,246	17,5
Prymnesiophyceae		
<i>Emiliania huxleyi</i>	0,136	9,7
<i>Syracosphaera sp. 1-2</i>	0,067	4,8
Прочие	0,001	0,1

Продолжение табл. 7

Итого	0,204	14,6
Мелкие жгутиковые	0,197	14,1
Всего	1,400	100,0
Ст. 3259 (численность 11,5 млн.кл.; биомасса фитопланктона $23,06 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$; $P:B^{-1} = 0,22$)		
Dinophyceae		
<i>Prorocentrum minimum</i>	0,058	7,5
<i>Gymnodinium sp. 1-4</i>	0,451	58,6
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,119	15,5
Прочие	0,009	1,2
Итого	0,637	82,8
Bacillariophyceae	0,054	7,0
Prymnesiophyceae	0,002	0,2
Мелкие жгутиковые	0,077	10,0
Всего	0,770	100,0
Ст. 3263 (численность 15,9 млн.кл.; биомасса фитопланктона $15,5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$; $P:B^{-1} = 0,50$)		
Dinophyceae		
<i>Gymnodinium sp. 1-3</i>	0,209	20,5
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0,020	1,9
<i>Protoperidinium steinii</i>	0,015	1,5
Прочие	0,017	1,7
Итого	0,261	25,6
Bacillariophyceae		
<i>Pseudonitzschia delicatissima</i>	0,036	3,5
<i>Thalassiosira sp. 1-3</i>	0,038	3,7
<i>Thalassionema frauenfeldii</i>	0,012	1,2
<i>Amphora sp.</i>	0,055	5,4
<i>Rhizosolenia spp.</i>	0	0
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	0	0
<i>Proboscia alata</i>	0	0
Прочие	0,006	0,6
Итого	0,147	14,4
Prymnesiophyceae		
<i>Emiliania huxleyi</i>	0,129	12,6
<i>Syracosphaera sp. 1-2</i>	0,107	10,5
<i>Ceratolithus cristatus</i>	0,072	7,1
Итого	0,308	30,2
Мелкие жгутиковые	0,304	29,8
Всего	1,020	100,0

* П р и м е ч а н и е: $P:B^{-1}$ – отношение первичной продукции к биомассе фитопланктона, рассчитанной в единицах углерода

первичной продукции для поверхностных вод в районе I полигона выполнена на 7 станциях, а на II полигоне – на 5 станциях (табл. 7).

Анализ данных показал, что в поверхностных водах I полигона основной вклад в продуцирование первичного органического вещества (58,9-89,7 % суммарной величины первичной продукции) вносят сравнительно мелкие динофитовые водоросли, а именно *Scripp-*

siella trochoidea, *Protoperidinium steinii*, *Prorocentrum minimum* и представители рода *Gymnodinium* (в основном *G. najadeum*, *G. simplex*, *G. variabile*, *G. wulfii* и др.) В зонах подъема глубинных вод, где видовой состав фитопланктона более разнообразен, дополнительно незначительный вклад в продукцию вносили различные виды из родов *Oxytoxum*, *Gyrodinium*, *Ceratium*, *Goniaulax*, *Ceratocorys*. В зоне циклонического вихря (ст. 3202) в планктоне появляются крупные диатомовые водоросли из родов *Pseudosolenia*, *Thalassionema*, которые дают не более 8,6 % суммарной продукции, тогда как в других районах, где диатомовые представлены мелкими видами из родов *Chaetoceros*, *Nitzschia*, *Thalassiosira*, *Cyclotella* – не более 2,5 %. Значение кокколитофорид, главным образом *Emiliania huxleyi*, различных видов рода *Syracosphaera*, иногда *Discosphaera thomsoni*, в первичной продукции невелико (0,6-8,2 %). Мелкие жгутиковые размером менее 5 мкм давали от 5,6 до 33,3 %.

На II полигоне биомасса фитопланктона в поверхностных водах была выше, чем на I полигоне, однако первичная продукция, измеренная для 5 станций параллельно с определением продукции отдельных видов, была в целом ниже (см. табл. 8). По сравнению с I полигоном здесь наблюдается некоторое перераспределение доли различных групп водорослей в первичной продукции. В зонах подъема вод (ст. 3251, 3254, 3263) резко возрастает вклад в первичную продукцию диатомовых водорослей (14-17 %) за счет клеток из родов *Chaetoceros*, *Bacteriastrum*, *Nitzschia*, *Thalassiosira*. Здесь же крупные представители родов *Rhizosolenia*, *Pseudosolenia*, *Proboscia*, биомасса которых в поверхностных водах достигала 30-40 % всей массы фитопланктона, по данным радиоавтографии, не продуцировали первичное органическое вещество. Лишь в зоне опускания вод (ст. 3259) у некоторых представителей этих родов наблюдалось очень незначительное накопление органического вещества на единицу объема клетки. Более значимый, чем на I полигоне, вклад в первичную продукцию вносили кокколитофориды (до 30 %), видовой состав которых здесь также был разнообразен. Доля мелких жгутиковых в общей продукции фитопланктона в поверхностных водах была примерно такой же (4,7-29,8 %), как и на I полигоне. Динофитовые в большинстве случаев также составляли большую долю (53,5-82,8 %) в суммарной первичной продукции.

Абсолютные значения продукций одних и тех же видов фитопланктона из разных вод могут служить показателями продукционных возможностей клеток, которые зависят от большого числа биотических и абиотических факторов. Нами предпринята попытка сравнить среднюю продукцию отдельных видов водорослей на I и II полигонах. Для этого были выбраны наиболее характерные для обоих полигонов виды фитопланктона, относящиеся к различным систематическим группам. Анализ проводился в связи с динамикой вод, направленностью и скоростями вертикальных потоков в районах исследований. Средняя продукция клеток рассчитывалась с учетом общей численности клеток данного вида в пробе, суммарной продукции фитопланктона и параллельными определениями продукции клеток этого же вида методом радиоавтографии. Результаты, представленные в табл. 9, показывают, что в водах I полигона наиболее высокая скорость накопления органического вещества у клеток одного и того же вида наблюдалась в основном в наиболее активных динамических зонах, где отмечался интенсивный подъем глубинных вод. Средняя продукция клеток в зонах опускания вод была в 2-5 раз, а иногда и на порядок ниже.

Аналогичные выводы можно сделать в целом и для фитопланктона в районе II полигона. При сравнении же продукционных возможностей клеток одних и тех же видов в водах I и II полигонов совершенно четко наблюдается более низкий уровень продуцирования органического вещества клетками в водах Северной Субэкваториальной Дивергенции. Это подтверждается более низкими средними значениями продукции отдельных видов для всех исследованных групп водорослей, суммарного фитопланктона и коэффициентами $P \cdot V^{-1}$ (табл. 9). Особенно наглядно это проявляется у большинства видов динофитовых водорослей, которые являются доминирующей группой по значимости в продукции всего

Таблица 8. Средняя продукция (10^{-7} мг С. кл.⁻¹. день⁻¹) наиболее характерных видов фитопланктона в различных динамических зонах на Ии Полигонах, 0 м

Таксон	Объем клеток, мкм ³	Политон								В среднем	Р-В ⁻¹ , день ⁻¹
		3	4	5	6	7	8	9	10		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>Prorocentrum minimum</i> (Pav.) Schil	1000	4	4	7	9	3	3	0,8	4,4		3,2
<i>Pr. compressum</i> (Bail.) Abé ex Dodge	13000	1	4	49	-	10	4	-	13,6		0,7
<i>Gymnodinium</i> sp. 1	300	1	13	10	12	6	0,6	0,4	6,1		6,6
<i>G. sp. 2</i>	1500	5	2	16	17	6	1	1	6,8		6,0
<i>G. sp. 3</i>	3000	4	3	14	32	9	1	-	10,5		2,5
<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stem) Balech	800	-	11	17	-	-	2	0,8	7,7		2,5
- " -	2000	9	10	18	32	20	-	1,8	15,1		10,5
- " -	3000	-	-	-	-	20	6	-	13,0		3,0
<i>Protoperidinium steinii</i> (Jörg.) Balech	7000	-	-	39	-	-	-	2	20,5		1,8
<i>Gomaulax</i> sp.	12000	3	5	-	23	-	3	-	8,5		0,4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Omithocercus thurnii</i> (Schmidt) Kof. et Skgsb.	60000	-	11	-	9	-	0,5	4	6,1	0,1
<i>Ceratocorys armata</i> (Schütt) Kof.	40000	-	-	-	-	70	1	4	25,0	0,6
<i>Oxytoxum gladiolus</i> Stein	1000	-	-	-	-	4	0,8	0,4	1,7	1,0
<i>O. viride</i> Schill.	1200	-	-	6	-	2	-	-	4,0	3,6
<i>O. ovale</i> Schill.	1800	4	-	6	-	2	6	0,4	3,7	3,2
<i>Ceratium pentagonum</i> Gourr.	15000	-	-	53	-	25	3	-	27,0	0,2
<i>C. extensum</i> (Gourr.) Cl.	14000	-	-	-	-	-	-	1,6	1,6	0,1
<i>C. pulchellum</i> Schröd.	50000	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia sp. 1</i>	500	0,6	2	1	2	1,5	0,03	0,01	1,1	15,4
<i>N. sp. 2</i>	1000	1	3	3	3	2	1	0,1	1,9	10,3
<i>N. sp. 3</i>	1500	4	3	18	12	2	-	0,2	6,5	11,8
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> Cl.	1000	-	2	-	-	-	0,01	-	1,0	16,0
<i>Thalassiosira sp. 1</i>	700	-	2	2	-	-	2	-	2,0	6,5
<i>Th. sp. 2</i>	2500	-	8	-	-	2	-	1	3,7	1,8
<i>Th. sp. 3</i>	15000	2	-	20	7	1	0,6	-	6,1	1,8
<i>Cyclotella sp.</i>	700	5	-	2	4	-	0,6	-	2,9	4,7
<i>Chaetoceros sp. 1</i>	150	0,6	1	3	1	2	0,2	0,6	1,2	8,1
<i>Ch. sp. 2</i>	3000	1	-	-	-	-	1	-	1,0	3,7
<i>Bacteriastrium delicatulum</i> Cl.	2000	1	-	-	1	0,5	0,4	0,1	0,6	9,5
<i>Thalassionema frauenfeldii</i> Grun.	3000	10	10	6	-	6	-	-	8,0	20,2
<i>Thalassiothrix mediterranea</i> Pav.	15000	-	-	-	-	-	3,5	-	3,5	0,8
<i>Detonula pumila</i> (Castr.) Grun	9000	-	-	-	-	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Proboscia alata</i> (Brightw.) Sund.	70000	-	-	11	-	-	-	-	11,0	0,1
<i>Pseudosolenia calcar- avis</i> (Schult.) Sund.	200000	-	-	15	-	-	-	-	15,0	0,8
<i>Rhizosolenia styliformis</i> Btw.	120000	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. bergonii</i> H. Perag.	90000	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Guinardia cylindrus</i> (Cl.) Hasle	46000	-	-	4	-	-	-	-	4,0	0,1
Prymnesiophyceae										
<i>Emiliania huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler	300	0,9	2	5	1	1	0,3	0,1	1,5	3,3
<i>Syracosphaera</i> sp. 1	1000	1	-	-	-	-	-	-	1,0	0,5
S. sp. 2	2500	1	2	4	2	7	1	0,7	2,5	1,0
<i>Discosphaera thomsoni</i> Ostf.	2000	1	2	3	3	-	0,5	0,2	1,6	1,5
Dictyochophyceae										
<i>Dictyocha fibula</i> Ehr.	1000	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. speculum</i> Ehr.	1000	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Мелкие жгутиковые	100	1	1	4	2	1	0,2	0,1	1,3	7,7

Таксон	Объем клеток, мкм ³	II полигон						
		3	4	5	6	7	8	9
1	2	3 ст. 3247, зона опускания вод, W = 1,00	4 ст. 3251, периферия анти- циклонического вихря; подъем вод, W = 2,55	5 ст. 3254, фронтальная зо- на; подъем вод, W = 2,05	6 ст. 3259, периферия циклоническо- го вихря; опускание вод, W = 4,49	7 ст. 3263, центр циклоническо- го вихря; подъем вод, W = 2,05	8 В среднем	9 Р-В ¹ , день ¹
Dinophyceae								
<i>Prorocentrum</i> <i>minimum</i> (Pav.) Schil.	1000	0,4	0,9	1	1,5	1	1,0	1,1
<i>Pr.compressum</i> (Bai.) Abé ex Dodge	13000	0,9	-	0,6	-	-	0,8	0,1
<i>Gymnodinium</i> sp. 1	300	0,2	1	1	0,6	0,6	0,7	0,1
<i>G. sp. 2</i>	1500	0,3	1	1	1	1	0,9	0,5
<i>G. sp. 3</i>	3000	-	2	1	2,5	-	1,8	0,3
<i>Scrippsiella tro-</i> <i>choidea</i> (Stein)	800	0,2	-	-	1	-	0,6	0,6
<i>Balech</i>	2000	0,6	4	2	1	0,6	1,6	1,1
- " -	3000	0,6	4	3	2	-	2,4	1,3

<i>I</i>	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Protoperdinium steinii</i> (Jörg.) Balech	7000	0,3	3	6	-	7	4,1	0,3
<i>Goniulax</i> sp.	12000	1	-	1	3	1,5	1,6	0,1
<i>Ornithocercus thumii</i> (Schmidt) Kof. et Skgs	60000	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceratium pentagonum</i> Gourr.	15000	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceratocorys armata</i> (Schütt) Kof.	40000	-	6	4	-	-	5,0	0,3
<i>Oxytoxum gladiolus</i> Stein	1000	-	-	-	-	0,7	0,7	0,1
<i>O. viride</i> Schill.	1200	0,1	0,9	0,4	-	-	0,5	0,8
<i>O. ovale</i> Schill.	1800	-	1	0,5	-	-	0,7	1,1
<i>C. extensum</i> (Gourr.) Cl.	14000	-	-	2	-	-	2,0	0,2
<i>C. pulchellum</i> Schröd.	50000	-	10	3	-	-	6,5	0,1
Bacillariophyceae								
<i>Nitzschia</i> sp. 1	500	0,04	0,7	0,7	0,3	0,8	0,5	2,5
<i>N. sp. 2</i>	1000	0,1	1	0,7	0,5	0,9	0,6	2,3
<i>N. sp. 3</i>	1500	-	1,5	-	-	1	1,2	2,1
<i>Pseudonitzschia delicatissima</i> Cl.	1000	-	-	1	0,03	0,6	0,6	5,6
<i>Thalassiosira</i> sp. 1	700	0,2	-	-	1,2	-	0,7	1,8
<i>Th. sp. 2</i>	2500	-	2	0,3	1,5	1	1,2	0,6
<i>Th. sp. 3</i>	15000	0,3	2	0,3	0,3	7	2,0	1,7
<i>Cyclotella</i> sp.	700	0,2	-	-	3,8	0,9	1,6	0,8
<i>Chaetoceros</i> sp. 1	150	0,1	-	-	-	-	0,1	0,6
<i>Ch. sp. 2</i>	3000	0,1	-	0,4	0,2	0,3	0,2	0,5

<i>I</i>	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Bacteriastrium delicatulum</i> Cl.	2000	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thalassionema frauenfeldii</i> Grun.	3000		-	-	-	2	2,0	1,4
<i>Thalassiothrix mediterranea</i> Pav.	15000	0,3	9	1	1	-	2,8	0,5
<i>Detonula pumila</i> (Castr.) Gran	9000	-	-	0,8	-	0,2	0,5	0,7
<i>Proboxia alata</i> (Brightw.) Sund.	70000	0	0	0	-	0	0	0
<i>Pseudosolenia calcaravis</i> (Schult.) Sund.	200000	0	-	-	0,5	-	-	0,1
<i>Rhizosolenia styliformis</i> Btw.	120000	0	0	0	2,8	0	0,6	0,1
<i>Rh. bergonii</i> H. Perag.	90000	0	-	0	-	-	0	0
<i>Guinardia cylindrus</i> (Cl.) Hasle	46000	0	-	0	-	0	0	0
Prymnesiophyceae								
<i>Emiliania huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler	300	0,06	2	0,7	0,5	0,5	0,7	2,9
<i>Syracosphaera</i> sp. 1	1000	-	1	0,1	-	0,8	0,6	4,2
<i>S. sp. 2</i>	2500	0,8	6	1	0,4	-	2,0	0,9
<i>Discosphaera thomsoni</i> Ostf.	2000	-	-	-	-	-	-	-
Dictyochophyceae								
<i>Dictyocha fibula</i> Ehr.	1000	0,1	2	0,5	0,2	-	0,7	0,6
<i>D. spectulum</i> Ehr.	1000	0,5	-	0,4	-	-	0,4	0,2
Мелкие жгутиковые	100	0,1	0,3	0,2	0,3	0,4	0,2	2,4

* W — вертикальные скорости течений (10^{-4} см · с⁻¹) приведены для глубины 10 м (см. гл. 3)).

фитопланктона в исследованных поверхностных водах I и II полигонов. В среднем первичная продукция и интенсивность фотосинтеза на единицу биомассы клетки (коэффициент $P \cdot B^{-1}$) для динофитовых и диатомовых на II полигоне были в 5-7,5 раза ниже, чем на I полигоне. Кокколитофориды и мелкие жгутиковые в водах Южной Субэкваториальной Дивергенции также были более фотосинтетически активны на единицу массы их клетки.

По-видимому, фитопланктон в Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенциях находился на разных стадиях сукцессионного развития. В районе I полигона растительные клетки были в среднем в 2,4 раза мельче, чем на II полигоне, а в целом сообщество было более молодым и фотосинтетически активным. В водах же II полигона, особенно в восточной его части (ст. 3254-3260), значительно чаще встречались довольно крупные виды диатомовых из родов *Rhizosolenia*, *Pseudosolenia*, *Proboscia*, *Thalassiothrix*, *Coscinodiscus*, *Dactyliosolen*, иногда *Gosslerella*, в результате чего средний объем клеток для слоя 0-100 м составил 2,0-8,2 тыс. мкм³. В соответствии с представлениями о зрелости сообщества (Margalef, 1958) и нашими данными о фотосинтетической активности растительных клеток в водах II полигона можно сделать вывод, что здесь фитоценоз находился в более зрелом состоянии, а в районах некоторых станций даже наблюдалось отмирание клеток отдельных видов. При этом следует отметить, что концентрация биогенных элементов, например фосфатов, в водах II полигона в среднем для слоя 0-100 м была несколько выше, чем в зоне Южной Субэкваториальной Дивергенции.

Данных об абсолютных значениях скоростей продуцирования первичного органического вещества клетками отдельных видов естественных популяций океанического фитопланктона с учетом их объема и в зависимости от структуры и динамики вод практически нет, поэтому материалы, полученные для вод I-II полигонов, представляют некоторый интерес. Ранее нами (Кузьменко, Сергеева, 1981; Кузьменко, 1986) для тропических олиготрофных и мезотрофных вод Индийского океана также было показано, что основной вклад (до 70-80 %) в суммарную продукцию фитопланктона вносят мелкие клетки диатомовых из родов *Chaetoceros*, *Nitzschia*, динофитовых из родов *Gymnodinium*, *Scrippsiella*, *Protoperidinium*, *Prorocentrum*, кокколитофорид из родов *Emiliania*, *Syracosphaera* и сборная группа мелких жгутиковых водорослей. Объем таких клеток, как правило, составлял 0,1-2,5 тыс. мкм³. Аналогичные результаты получены и для периода наших исследований в районе I и II полигонов. Пределы колебания продукционных показателей клеток отдельных видов планктонных водорослей Черного моря, приведенные в работе Б.Л. Гутельмахера (1986), таких, как *Prorocentrum cordatum*, *Pr. micans*, *Bacteriastrum delicatulum*, *Chaetoceros compressus* и др., довольно хорошо согласуются в среднем с данными для тех же видов, которые были получены нами для фитопланктона из поверхностных вод в районе I полигона. Однако, как было показано выше (табл. 9), продукционные характеристики даже для одних и тех же видов планктонных водорослей могут очень сильно варьировать в зависимости от физиологического состояния клеток и большого числа других биотических и абиотических факторов, которые и являются, в конечном счете, определяющими при процессах продуцирования фитопланктоном органического вещества в различных районах океана.

7.5. СВЯЗЬ МЕЖДУ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИЕЙ, КОНЦЕНТРАЦИЕЙ ХЛОРОФИЛЛА И БИОМАССОЙ ФИТОПЛАНКТОНА

Уровень первичной продукции, концентрация хлорофилла зависят от многих факторов, но в первую очередь от общего количества растительных клеток, их физиологического состояния, систематической принадлежности, размеров. Параллельные исследования количе-

ственного развития фитопланктона, его продукции, содержания пигментов и сопоставление результатов позволяло наиболее достоверно судить о состоянии первичного звена экосистемы, пространственном распределении этих показателей по акватории океана.

Анализ данных о пространственном распределении биомассы фитопланктона, первичной продукции и концентрации хлорофилла в среднем для слоя 0-100-150 м показал довольно хорошее совпадение в положении пятна с повышенными значениями в северной части I полигона в районе ст. 3202-3203, где наблюдался интенсивный подъем вод в зоне циклонического вихря (ст. 3207-3209). Зона дивергенции 6° проявляется только по увеличению концентрации хлорофилла (до $0,17 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) по сравнению с фоновыми значениями. Повышение биомассы фитопланктона и его продукции наблюдается в локальных зонах, например, в районе ст. 3222. В слое термоклина, как уже указывалось, концентрировалась основная масса хлорофилла, фотосинтетически активного фитопланктона. На 70% станций, выполненных в водах I полигона, отмечалось совпадение пиков этих показателей на глубине второго градиента температуры в термокLINE. В распределении величин биомассы фитопланктона, первичной продукции и хлорофилла в среднем для слоя термоклина в акватории полигона выделяются две зоны повышенных значений: в северо-западной и юго-восточной частях полигона. На юго-востоке полигона получены самые высокие ($21\text{--}30 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) для слоя термоклина величины биомассы фитопланктона (см. гл. 6) при доминировании крупных клеток диатомовых водорослей. Концентрация хлорофилла здесь была $0,25\text{--}0,32 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а первичная продукция не превышала $2 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$. В северо-западной части полигона при примерно такой же концентрации хлорофилла и меньшей биомассе фитопланктона ($15\text{--}18 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) первичная продукция, однако, была почти в 2,5 раза выше, что свидетельствует о более высокой фотосинтетической активности растительных клеток на единицу их биомассы и хлорофилла по сравнению с водами на юго-востоке полигона. В целом для вод полигона I зависимость первичной продукции от массы хлорофилла в среднем для слоя фотосинтеза более тесная, чем от биомассы суммарного фитопланктона и отдельных групп водорослей (табл. 9). Оценка продукционных возможностей фитопланктона на единицу хлорофилла может проводиться по значениям ассимиляционного числа (ac), выраженного в $\text{мг} \cdot \text{С} / \text{мг} \cdot \text{хлорофилла} \cdot \text{а} \cdot \text{час}^{-1}$. Самые высокие ac ($3,9\text{--}5,8$) получены для поверхностных вод в северной части полигона в зоне циклонического вихря (ст. 3197, 3202, 3203). В конвергентной зоне и на юге полигона ac были, как правило, ниже ($0,5\text{--}2,0$), причем, в отличие от северной его части, повышенные значения ac получены для слоя термоклина. При сопоставлении значений коэффициента $P \cdot B^{-1}$ с размерами клеток растительного планктона в среднем для всего исследованного слоя выявлено, что наиболее высокие $P \cdot B^{-1}$ ($3,7\text{--}4,0$) характерны для фитопланктона с размером клеток $400\text{--}900 \text{ мкм}^3$ (в районе ст. 3207, 3211). При увеличении средних размеров клеток и суммарной биомассы фитопланктона в юго-восточной части полигона значения $P \cdot B^{-1}$ уменьшались ($0,3\text{--}0,6$). Здесь встречались довольно крупные виды диатомовых водорослей, фотосинтетическая активность которых на единицу их биомассы, выраженной в углероде, была низкой (см. разд. 7.4).

Сравнение данных о биомассе фитопланктона, его продукции и содержании хлорофилла для вод II полигона показало, что положение пятна с наиболее высокими (до $43 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) значениями биомассы фитопланктона в среднем для квазиоднородного слоя не совпадает с таковыми по первичной продукции и концентрации хлорофилла. В поверхностном слое на ст. 3254 доминировали крупные диатомовые водоросли из родов *Rhizosolenia*, *Pseudosolenia*, *Proboscia*, вклад которых в суммарную первичную продукцию был незначителен или клетки вообще не синтезировали органическое вещество (см. табл. 7, 8). Совер-

Т а б л и ц а 9. Корреляционный анализ связи между концентрацией хлорофилла, первичной продукцией и количеством фитопланктона для вод I-II полигонов

Продукционные характеристики фитопланктона	Суммарный фитопланктон		Диатомовые		Динофитовые		Кокколитофориды		Мелкие жгутиковые	
	ч	б	ч	б	ч	б	ч	б	ч	б
I полигон (n = 141)										
Первичная продукция	0,51*	0,31	0,40	0,12	0,44	0,35	0,30	0,05	0,32	0,01
Хлорофилл	0,31	0,33	0,48	0,30	0,07	0,22	0,24	-0,07	0,21	-0,06
II полигон (n = 106)										
Первичная продукция	0,12	0,31	0,11	0,31	0,23	0,20	0,12	-0,01	0,01	0,32
Хлорофилл	0,48	0,40	0,51	0,40	0,11	0,07	0,30	0,16	-0,02	0,24

ч – для численности, б – для биомассы суммарного фитопланктона и отдельных групп водорослей;

* – коэффициент корреляции при уровне значимости 95%.

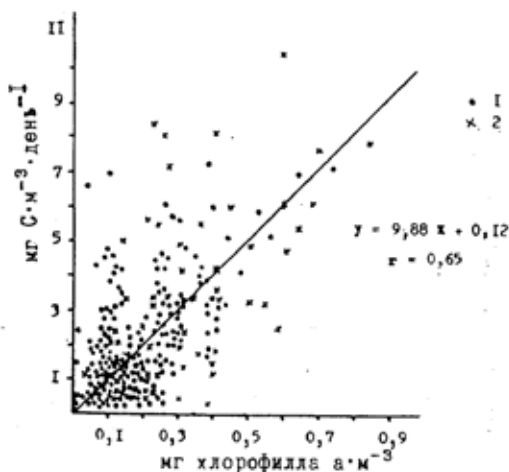


Рис. 86. Зависимость первичной продукции от концентрации хлорофилла в водах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций Индийского океана. 1 - I полигон, 2 - II полигон

биомассой суммарного фитопланктона и отдельными группами водорослей (табл. 9). На рис. 86 представлена зависимость первичной продукции от концентрации хлорофилла для вод I и II полигонов по данным 311 пар параллельных измерений.

Значения $ач$ для вод II полигона варьировали от 0,1 до 2,2, что несколько ниже, чем для I полигона. Полученные для обоих полигонов величины $ач$ характерны для олиготрофных и переходных к мезотрофным тропических вод (Ведерников, 1975).

По сравнению с водами Южной Субэкваториальной Дивергенции коэффициенты $P·B^{-1}$ на II полигоне были значительно ниже, что может свидетельствовать о худшем физиологическом состоянии растительных клеток. Здесь так же, как и на I полигоне, наиболее высокие значения $P·B^{-1}$ (3,1-3,6) получены для станций и отдельных горизонтов, где доминировали сравнительно мелкие клетки фитопланктона. Значения $P·B^{-1}$ (2-4), полученные нами для фитопланктона в водах циклонического вихря в северной части I полигона и на востоке II полигона, соответствуют показателям для мезотрофных вод тропических дивергенций (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1973).

шенно иная зависимость наблюдалась в юго-восточной части полигона (ст. 3260). Здесь при доминировании сравнительно мелких клеток динофитовых водорослей в суммарной биомассе (не более $5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в среднем для квазигоднородного слоя) первичная продукция достигала $4 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$. Более четкое совпадение зон повышенных значений биомассы фитопланктона, первичной продукции отмечалось для слоя термоклина (в районе ст. 3254, 3255). Пятно с концентрацией хлорофилла $0,20-0,27 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ было несколько смещено на северо-запад к центральной зоне антициклонического вихря. Для всего исследованного слоя от 0 до 120 м более тесная связь ($r = 0,65$) установлена между концентрацией хлорофилла и первичной продукцией, нежели с

7.6. ЗАВИСИМОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И ХЛОРОФИЛЛА ОТ ДИНАМИКИ ВОД В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ И ПРИЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЗОНЕ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Известно, что распределение фитопланктона, показателей его продукции и концентрации хлорофилла по акватории того или иного района океана связано со структурой и динамикой вод, интенсивностью и направленностью вертикальных и горизонтальных потоков.

За последние десятилетия в северо-западной части Индийского океана, а также в водах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций проведены параллельные измерения продукции и содержания хлорофилла на полигонах разной масштабности.

В марте – мае 1980 г. по программе "КИПРИО-80" в северо-западной части Индийского океана были проведены комплексные океанографические исследования, в том числе определялись первичная продукция и концентрация хлорофилла в слое 0-100 м (Кузьменко, Георгиева, 1985; Лопухин, Кириллов, 1985). Сопоставим пространственное распределение этих показателей для поверхности океана на макрополигоне I и микрополигоне II с динамикой вод (рис. 87). В период проведения работ гидрометеорологическая обстановка на полигонах определялась затянувшимся зимним Северо-Восточным муссоном, когда в Аравийском море развивается крупномасштабный циклонический круговорот. Стержень этого круговорота проявляется от поверхности до глубины 200 м в южной и восточной частях I полигона. На акватории полигона обнаружено 6 более мелких локальных вихревых образований – 3 циклонических и 3 антициклонических (Коснырев, Шапиро, 1981). Зоны подъема вод наблюдались на восточной периферии циклонических и западной периферии антициклонических образований. Именно динамика вод определяла неравномерность пространственного распределения показателей продукции фитопланктона и концентрации хлорофилла, а зоны повышенных их значений в общих чертах совпадали.

В северной части I полигона довольно четко выделяются два обширных циклонических круговорота (рис. 87, а): западный ($60-62^\circ$ в. д.) и восточный ($64-68^\circ$), между которыми располагался антициклон и наблюдалось опускание вод. На востоке полигона обнаружен обширный антициклонический вихрь. Центральный циклон находился между $60^\circ 40' - 63^\circ 20'$ в. д. и $12^\circ 40' - 14^\circ 30'$ с. ш. Наиболее высокие значения первичной продукции ($4-6 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$) для поверхности получены на восточной периферии циклонических вихрей в северной части полигона, где наблюдались и сравнительно высокие горизонтальные скорости течений ($12,8-15,6 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$). В зоне центрального циклона продукция фитопланктона была $2-3 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$. Очень низка первичная продукция (менее $1 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$) в южной части антициклона на востоке полигона (рис. 87, б). Распределение концентрации хлорофилла по акватории полигона (рис. 87, в) также довольно хорошо согласуется с положением и направленностью вихревых круговоротов. Так, пятна с концентрацией хлорофилла $0,07-0,10 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ на севере и в центральной части полигона соответствуют зонам циклонических круговоротов. Конвергентная зона на востоке полигона характеризовалась пониженными (менее $0,03 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) концентрациями хлорофилла.

Измерения продукции фитопланктона и содержания хлорофилла для поверхностных вод, проведенные на микрополигоне II (рис. 87, а'-б'), показали, что повышенные значения

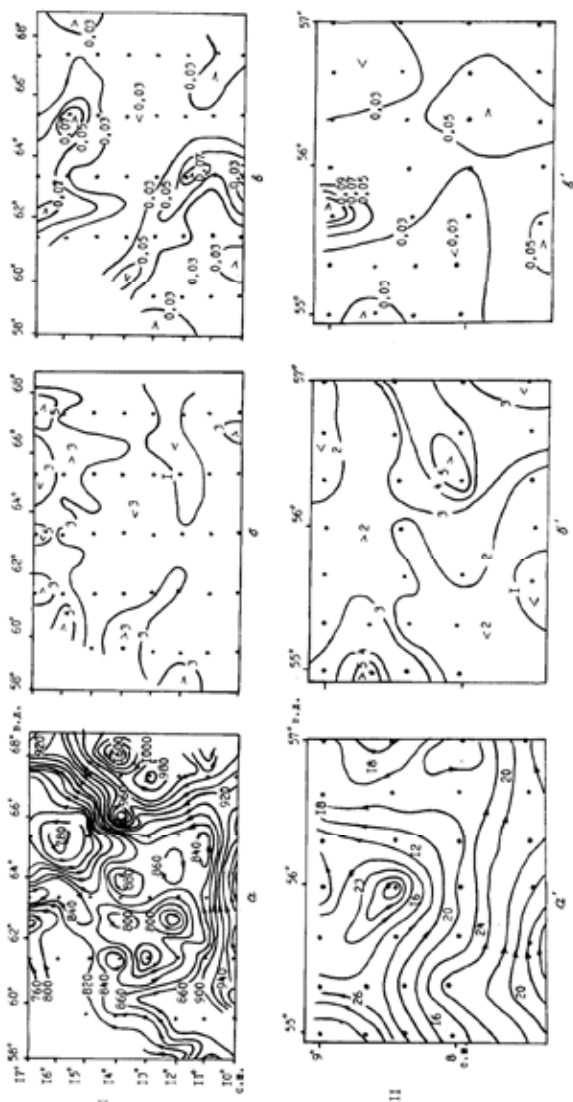
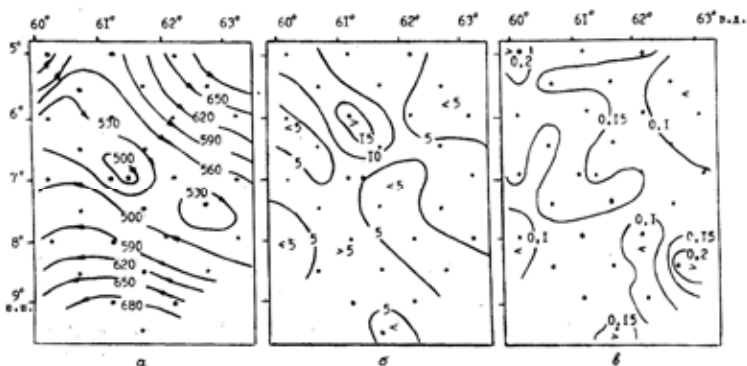


Рис. 87. Распределение первичной продукции и хлорофилла *a* в связи с динамикой вод в северо-западной части Индийского океана на горизонте 0 м; март – апрель, 1980 г.:

I – макропланктон: а – динамическая топография относительно поверхности 1500 дбар (в динамических миллиметрах); б – первичная продукция, $\text{мг C} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$; в – концентрация хлорофилла *a*, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$; II – микропланктон: а – динамическая топография (изолинии) и горизонтальные скорости, $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$; обозначения б' и в', как б и в



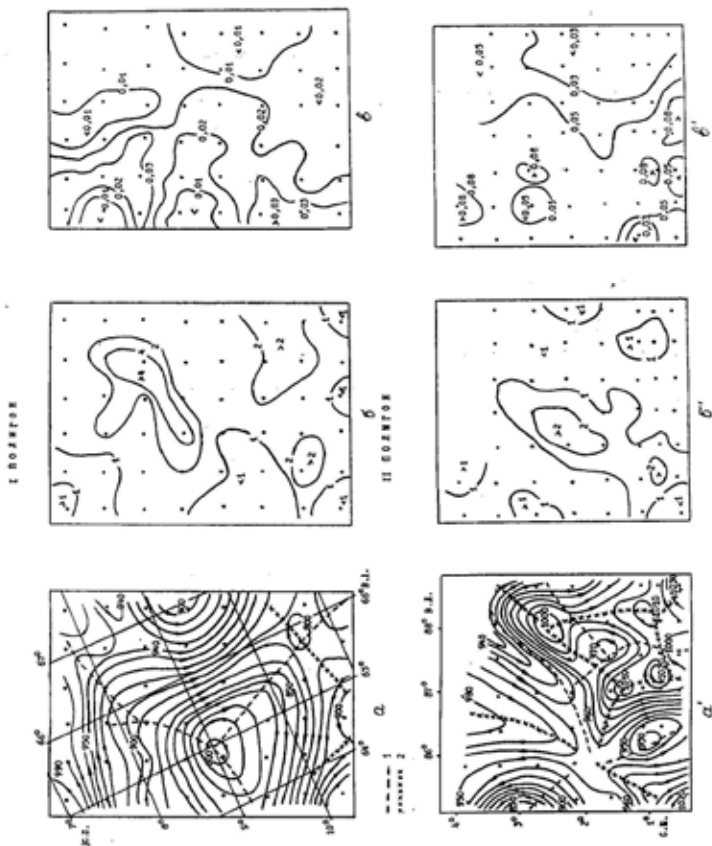


Рис. 89. Распределение первичной продукции и хлорофилла a в связи с динамикой вод в Южной (I полугон) и Северной (II полугон) Субэкваториальных Дивергенциях Индийского океана на горизонте 0 м, январь – март, 1983 г.: а, а' – динамическая топография относительно поперечности 1000 дбар (в динамических миллиметрах); б, б' – первичная продукция, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$; в, в' – концентрация хлорофилла a , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$; 1 – зона дивергенции; 2 – зона кон-вергенции

кания вод (рис. 93, а'). Повышенные значения первичной продукции ($1,5-2,5 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$) получены в центре полигона ($2-3^\circ \text{ с. ш.}$) во фронтальной зоне, образованной в результате взаимодействия разнонаправленных потоков Северо-Восточного Муссонного Течения и Экваториального Противотечения. Незначительное увеличение значений продукции по сравнению с фоновыми отмечалось в зоне локальных циклонических меандров (рис. 89, б').

Пространственное распределение показателей концентрации хлорофилла *a* на исследованных полигонах несколько отличалось от такового для продукции фитопланктона. Повышенные концентрации хлорофилла ($0,03-0,09 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) отмечались в зонах конвергенции и на стыке водных масс (рис. 89, в, в'), а минимальные ее значения получены для зон дивергенции и циклонических образований.

В разделах 7.1 и 7.2 рассмотрено распределение продукции фитопланктона и хлорофилла в водах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций в феврале – марте 1987 г. Следует еще раз отметить, что зоны повышенных значений первичной продукции и хлорофилла на I полигоне в основном совпадали ..., а максимальные их величины ($4-7 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$ и $0,08-0,14 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) получены для юго-западной периферии циклонического вихря и на стыке струй разнонаправленных круговоротов в северной части полигона. Зона дивергенции на 6° ю. ш. более четко прослеживалась по повышенным концентрациям хлорофилла. В зонах конвергенции продукция фитопланктона и содержание хлорофилла были сравнительно низкими. Аналогичные закономерности отмечались для зоны Северной Субэкваториальной Дивергенции (II полигон). Пятна с первичной продукцией до $6,5 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$ обнаружены на южной периферии циклонического вихря, а также в зоне взаимодействия его северо-западной периферии с водами антициклонического вихря. Распределение значений концентрации хлорофилла на поверхности II полигона в общих чертах схоже с таковым для продукции фитопланктона. Наиболее высокими ($0,13-0,16 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) они были в зоне циклонического вихря, включая его центральную часть, а также на северо-западе полигона в конвергентной зоне, образованной антициклоническим круговоротом. ...

Таким образом, краткий анализ зависимости пространственного распределения первичной продукции и концентрации хлорофилла от динамики вод показал, что повышение их значений, как правило, наблюдалось на периферии циклонических вихрей и стыках разнонаправленных потоков, где наблюдался подъем глубинных вод. В отдельных случаях повышение концентрации хлорофилла отмечалось и в конвергентных зонах. Это обусловлено тем, что в зонах опускания вод могут концентрироваться отмирающие клетки фитопланктона, содержание хлорофилла в которых еще достаточно велико, но скорость продукционных процессов очень низкая.

7.1. 3 А К Л Ю Ч Е Н И Е

Дана оценка уровня продуцирования фитопланктоном первичного органического вещества и содержания хлорофилла в динамически активных зонах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций Индийского океана. Составлены карты пространственного распределения этих показателей по акватории полигонов.

Измерения первичной продукции и концентрации хлорофилла *a* в водах южнее экватора (I полигон) показали, что их значения в среднем для исследованного слоя варьировали соответственно от $0,5$ до $4,5 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$ и от $0,10$ до $0,34 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ хлорофилла *a*, а в столбе воды $0-100 \text{ м}$ – от 54 до $471 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$ и от 10 до $22,8 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$ хлорофилла *a*. Наиболее высокие показатели получены в северной части полигона на юго-западной периферии обнаруженного здесь циклонического вихря где, по гидрологическим данным, на-

блюдался подъем глубинных вод. Отмечается некоторое увеличение продукции фитопланктона на периферии локальных антициклонических круговоротов. Положение пятен с повышенными показателями первичной продукции в северной части полигона совпадает с зоной, характеризующимися наиболее высокими концентрациями хлорофилла *a*.

Южнее 5° ю. ш. в конвергентной зоне и в водах Южного Пассатного Течения на юге полигона первичная продукция в среднем в 1,5-2 раза ниже по сравнению с северной частью полигона. Довольно отчетливо по повышенным концентрациям хлорофилла в квазиоднородном слое проявляется зона дивергенции на 6° ю. ш.

Основная масса (60-85 %), фотосинтетически активного фитопланктона и хлорофилла концентрировалась в слое термоклина. В среднем здесь первичная продукция и содержание хлорофилла в 2-3 раза выше, чем в квазиоднородном слое и под термоклином. Как правило, самые высокие их значения получены в слое термоклина на глубинах, где отмечался второй максимальный градиент температуры. В зоне Северной Субэкваториальной Дивергенции (II полигон) величины первичной продукции и хлорофилла были в 1,2-1,5 раза выше по сравнению с I полигоном. Их показатели варьировали от 0,8 до 5,9 мг·С·м⁻³·день⁻¹ и от 0,13 до 0,46 мг·м⁻³ хлорофилла *a* в среднем для исследованного слоя, а в верхнем 100-метровом слое – от 72 до 533 мг·С·м⁻²·день⁻¹ и от 18 до 34,8 мг·м⁻² хлорофилла *a*. Повышенные значения продукции фитопланктона получены для южной периферии циклонического вихря, обнаруженного на востоке полигона, а также при взаимодействии его северо-западной периферии с водами антициклонического образования, в результате чего возникла фронтальная зона с резкими градиентами температуры. Сравнительно высокие концентрации хлорофилла отмечены также для южной периферии циклонического вихря и на северо-западе полигона в зоне конвергенции.

Основная масса хлорофилла и фотосинтетически активного фитопланктона (62-84 %) в водах II полигона концентрировалась в слое термоклина, где их значения были в 2-3 раза выше, чем в квазиоднородном слое.

Исследованиями суточной динамики концентрации хлорофилла и первичной продукции в течение светового дня установлено, что с рассвета и к 12-18 ч в слое 0-100-150 м наблюдается увеличение их значений. В вечерние и ночные часы концентрация хлорофилла снижается в 1,3-2,5 раза в результате потребления растительных клеток зоопланктоном. Наиболее четкие суточные колебания массы хлорофилла отмечались в слое термоклина.

Методом трековой радиоавтографии оценен вклад отдельных видов и групп планктонных водорослей в суммарную первичную продукцию в водах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций. Показано, что до 59-90 % суммарной продукции создается сравнительно мелкими динофитовыми водорослями. На отдельных станциях II полигона возросло значение кокколитофорид. Крупные диатомовые водоросли, биомасса которых велика, не играли существенной роли в продуцировании первичного органического вещества в исследованных районах океана. Более высокая скорость продукционных процессов у клеток одного и того же вида наблюдалась в наиболее активных динамических зонах, где отмечался интенсивный подъем глубинных вод. Средняя продукция клеток растительного планктона в зонах конвергенции была в 2-5 раз ниже. В водах Южной Субэкваториальной Дивергенции клетки фитопланктона более фотосинтетически активны в пересчете на единицу их биомассы по сравнению с северной зоной (II полигон), где фитопланктон находился в худшем физиологическом состоянии, а в отдельных районах наблюдалось отмирание клеток. Это подтверждается данными об абсолютных величинах продукции массовых видов фитопланктона и более низкими, по сравнению с водами I полигона, значениями коэффициента $P \cdot B^{-1}$ и *ач*.

Установлена зависимость ($r = 0,65$) первичной продукции от концентрации хлорофилла. Связь между биомассой фитопланктона (данные Т.М.Ковалевой, см. гл. 6), первичной продукцией и концентрацией хлорофилла в водах I и II полигонов довольно слабая ($r = 0,31$ -

0,40). В пространственном распределении этих показателей на исследованной акватории океана не всегда наблюдается совпадение в расположении пятен с повышенными их значениями. Как правило, при доминировании крупных видов фитопланктона и их высокой биомассе получены сравнительно низкие значения первичной продукции и концентрации хлорофилла. Основная масса фотосинтетически активного фитопланктона и хлорофилла концентрировалась в слое термоклина.

Анализ зависимости пространственного распределения продукции фитопланктона и концентрации хлорофилла от динамики вод в северо-западной части Индийского океана и в зонах Южной и Северной Субэкваториальных Дивергенций по материалам, полученным в ряде экспедиций 1980-1987 гг., показал, что повышенные значения первичной продукции и содержания хлорофилла, характерные для мезотрофных вод, наблюдаются для периферийных зон циклонических вихрей и на стыке струй разнонаправленных потоков. В отдельных случаях отмечается повышение концентрации хлорофилла в конвергентных зонах, куда, вероятно, стягиваются отмирающие или в плохом физиологическом состоянии клетки фитопланктона, у которых содержание хлорофилла еще высокое, а продукция очень низкая.

ВЛИЯНИЕ ДИНАМИКИ ВОД НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРУ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА

8.1. ВВЕДЕНИЕ

Известно, что динамическая структура водных масс океана влияет на распределение мезоопланктона и особенности его структурных характеристик (биомасса, численность, размерный спектр и др.). В динамически активных водах (апвеллинги, дивергенции, циклонические вихри и др.) происходит подъем глубинных вод, богатых биогенными элементами, что способствует формированию зон благоприятного развития фито-, зоопланктона и рыб. Причем разные сроки развития различных групп сообщества приводят к тому, что максимумы их биомасс не совпадают в пространстве, а располагаются ниже по течению от места подъема вод (Виноградов и др., 1961; Беклемишев, 1969; Кушинг, 1979 и др.).

Зоны подъема вод, вызванного теми или иными причинами, взаимосвязаны с зонами опускания их (антициклонические круговороты, конвергенции). В том случае, когда зоны подъема и опускания вод расположены близко друг от друга, зоопланктон, развившийся на богатых водах дивергенций, успевает, не изменив своей численности, попасть в зону конвергенции (King et al., 1953). Таким образом, в зонах опускания вод наблюдаются повышенные биомассы мезозоопланктона.

“Молодое” сообщество организмов, развившееся на фоне подъема вод, передвигаясь в пространстве, претерпевает во времени различные стадии своего развития (сукцессия). В процессе сукцессии изменяются численность, биомасса, размерный спектр мезозоопланктона (Виноградов, 1977). Так по мере старения вод (удаления от апвеллинга) убывает биомасса, уменьшается доля микропланктона, увеличивается доля крупных животных. Средний размер организмов возрастает (Ковалев и др., 1976).

Исследования подобного рода проводились на разных уровнях масштабности: крупномасштабной в рамках всего океана или части его региона (Самышев, 1981; Виноградов и др., 1984; Виноградов, Шушкина, 1987), где изучалась глобальная циркуляция вод океана и синоптическая изменчивость. В последнем случае учитывались пространственные неоднородности гидрофизических и гидробиологических полей порядка сотен и десятков километров (Нелепо и др., 1980; Бурлакова и др., 1983). К последним в основном относятся циклонические и антициклонические вихри, образованные взаимодействием струйных течений.

Синоптические циклонические вихри создают локальные апвеллинги – области повышенной биомассы и численности мезоопланктона. Последние могут располагаться как в центрах круговоротов; так и (чаще всего) на периферии их, что связано, очевидно, с вертикальными скоростями подъема вод. Так, Д. Х. Кушинг (1979) отмечал, что пространственно – временной сдвиг в развитии максимумов фитопланктона в циклонических круговоротах может существенно зависеть от скорости вертикального подъема вод. При скоростях меньших $1 \text{ м} \cdot \text{сут}^{-1}$ максимум успевает развиваться в центре круговорота, а при больших – его развитие смещается адвекцией вод на периферию. Отсюда, очевидно, можно считать, что развитие биологических максимумов на периферии является косвенной оценкой интенсивности вертикального подъема вод в вихре.

Большое значение имеет «наложение» на зону действия вихрей других динамических явлений. Так, на Амазонском полигоне (Мельник, Щербатенко, 1986), где функционировал одиночный циклонический вихрь, суммарная численность и биомасса мезоопланктона были максимальны на периферии циклонического образования. Кроме того, здесь наблюдалась тенденция уменьшения средних размеров организмов и увеличения количества самцов (по отношению к самкам) у массовых видов копепоид. В Индийском океане (Мельник, 1988) вдоль главной оси циклонического вихря, который занимал практически весь полигон, проходила Южная Субэкваториальная Дивергенция.

Здесь средние размеры организмов не изменяются на разных участках вихря, максимальные значения биомассы и численности мезоопланктона выявлены в пределах дивергентной зоны и центре циклонического вихря, где процессы вихревого движения дивергенции взаимосвязаны.

Половая структура в популяциях копепод изучена довольно слабо, в основном в экспериментальных условиях. Обычно самок больше, чем самцов. Половое соотношение зависит от ряда факторов: температуры, пищи, состава химических компонентов (Battaglia, 1958; Takeda, 1950). У малочисленных видов процент самцов меньше, так как при снижении численности для вида более целесообразно уменьшить количество самцов, а более высокий процент самок обеспечивает высокий темп размножения популяции. В то же время было отмечено, что увеличение количества самцов в популяции копепод предшествует периоду их размножения (Сажина, 1986, 1987; Sazhina, 2006). В богатых по численности и биомассе водах (периферия циклонических вихрей) (Мельник, Щербатенко, 1986) наблюдается рост численности самцов массовых видов и соотношение обоих полов приближается к 1 или 2.

В 23-м рейсе нис “Профессор Водяницкий” были продолжены работы по изучению влияния синоптической изменчивости гидрофизических полей океана на распределение мезозоопланктона и особенности его структурных характеристик.

8.2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С целью установления закономерностей формирования мезомасштабного поля мезозоопланктона сбор проб его осуществляли сетью ДЖОМ (диаметр входного отверстия 80 см, сито № 49) по регулярной сетке станций I полигона. Расстояние между станциями 30 миль. При этом облавливали слои 0 м – верхняя граница термоклина (квазиоднородный слой) и 0 – 200 м. Полученную пробу сгущали, высушивали на фильтровальной бумаге, сырую массу планктона взвешивали на торсионных весах WT-1000 мг и затем фиксировали 4%-м формалином. Причем крупные организмы, отнесенные визуалью к макропланктону (Salpida, Siphonophorae, Euphausiacea и др.), взвешивали отдельно от основного сестона. Таксономический состав проб и численность мезозоопланктона определяли стандартным методом под бинокуляром МБС-9. Просчет биомассы и численности осуществляли с учетом вытравленного троса и площади входного отверстия сети.

В данной главе анализируются материалы исследований мезозоопланктона на I полигоне экспедиции. Таксономическая обработка проведена для квазиоднородного слоя.

Для изучения размерной структуры мезозоопланктона всех животных разделили на 10 размерных групп: < 0,5 мм; 0,5 – 0,75; 0,75 – 1,0; 1,0 – 1,25; 1,25 – 1,5; 1,5 – 2,0; 2,0 – 3,0; 3,0 – 4,0; 4,0 – 6,0 и > 6,0 мм. Так как в размерном диапазоне 0,5 – 1,5 мм численность животных составляет примерно 80% суммарной, эту группу мы разделили на более мелкие градации, считая, что основные изменения будут происходить здесь. Численность более крупных животных достаточно мала, поэтому мы увеличили шаг дискретности.

8.3. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА (ПО СЕТНЫМ ЛОВАМ)

По данным Ю. В. Артамонова (гл. 2, 3), на 1 полигоне наблюдались процессы интенсивного вихреобразования, связанного с взаимодействием струй двух мощных течений (Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения). Южная Субэкваториальная Дивергенция проходила на полигоне примерно по $6^{\circ}30'$ ю. ш.

Биомасса мезозоопланктона верхнего квазиоднородного слоя (0 м – верхняя граница термоклина) на полигоне колебалась от 33 до 268 мг·м⁻³. Средний уровень – 109 мг·м⁻³ при коэффициенте вариации 46%. Максимальные значения биомассы (оконтуривание по изопланкте 150 мг·м⁻³, рис. 90) характерны для западной части полигона (до 268 мг·м⁻³

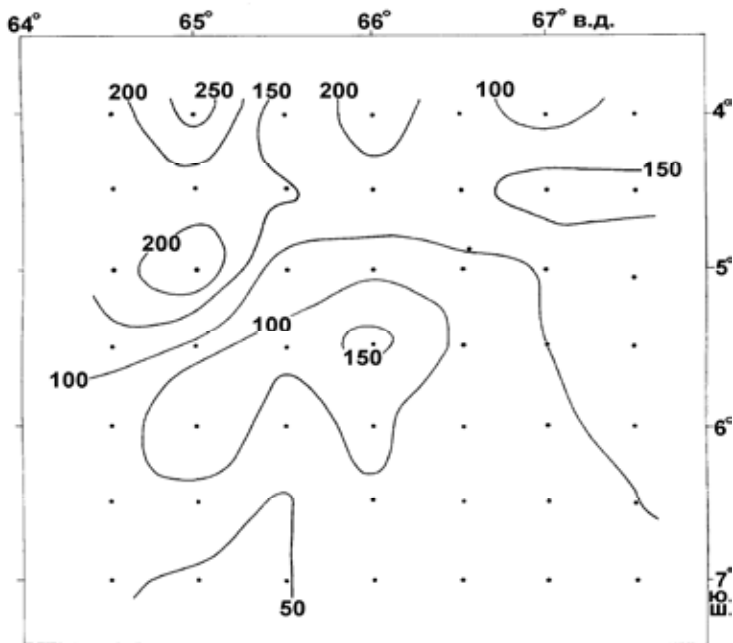


Рис. 90. Распределение биомассы мезозoopланктона ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) в квазиоднородном слое (1 полигон, 23-й рейс нис “Профессор Водяницкий”)

$^{-3}$; ст. 3211, 3199) и соответствуют зонам периферии циклонического, центру антициклонического вихрей и фронтальной зоне взаимодействия этих круговоротов. Второй максимум биомассы расположен на северо-востоке полигона (до $173 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$; ст. 3193, 3206) и соответствует периферии циклона, расположенного там же.

Биомасса мезозoopланктона интегрального слоя 0 – 200 м варьировала на полигоне от 27 до $138 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, средний ее уровень – $70 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ при коэффициенте корреляции 39%. Максимальные значения биомассы (оконтуривание по изопланкте $100 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, рис. 91) характерны также для северо-западной части полигона (до $122 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) и соответствуют периферии циклонического, центру антициклонического круговоротов и фронтальной зоне их взаимодействия. Второй максимум (до $138 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$; ст. 3204, 3205, 3209) расположен в центральной части полигона (ближе к северу) и большей частью своей площади располагается в зоне взаимодействия циклонического и антициклонического вихрей.

Численность мезозoopланктона квазиоднородного слоя колебалась на полигоне в пределах $393\text{--}1733 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-3}$ (в среднем $897 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-3}$ при коэффициенте вариации 38 %). В распределении суммарной численности (рис. 92) наряду с уже указанными для биомассы обоих слоев значениями в северо-западной части полигона (изопланкта $1500 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-3}$)

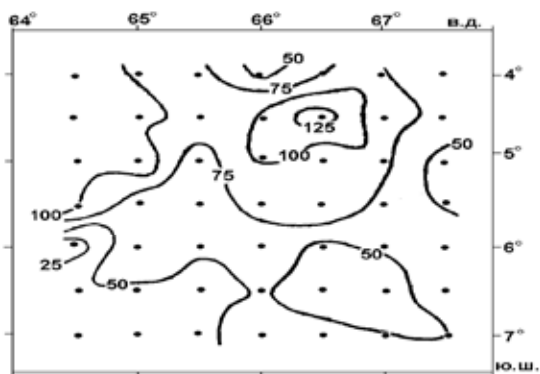


Рис. 91. Распределение биомассы мезозопланктона ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) в слое 0-200 м (1 полигон, 23-й рейс нис “Профессор Водяницкий”)

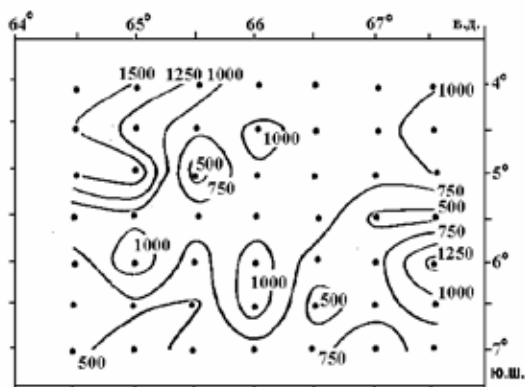


Рис. 92. Распределение суммарной численности мезозопланктона ($\text{экз.} \cdot \text{м}^{-3}$) в квазиоднородном слое (1 полигон, 23 рейс нис “Профессор Водяницкий”)

выделяются другие максимумы, менее масштабные, на востоке полигона (ст. 3193, 3192, 3190), в центральной его части (ст. 3204) и по $6^{\circ} - 6^{\circ}30'$ ю.ш. (ст.3223, 3221, 3228). Большой частью эти максимумы также соответствуют периферии циклонических вихревых образований и центру антициклона. Исключение составляет циклонический вихрь на юго-востоке полигона (ст. 3190), где максимальные значения биомассы и численности квазиоднородного слоя зарегистрированы для его центра. Периферия же достаточно бедна ($33 - 50 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$; $400 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$). В целом же распределение суммарной численности мезозoopланктона на полигоне носит более неоднородный и изменчивый характер, чем распределение биомассы. Это естественно, так как биомасса является более сглаженным параметром, чем численность.

Области минимальных значений биомассы и численности (рис. 91, 92) мезозoopланктона двух слоев зарегистрированы в южной части полигона ($6 - 7^{\circ}$ ю.ш.) и соответствуют Южной Субэкваториальной Дивергенции. Сама ось дивергенции, разделяя полигон на две части, пересекает различные по динамике воды (периферия и центры циклонов, области течений и др.). Таким образом, на ее протяжении наблюдаются локальные максимумы (ст. 3223, 3215, 3190) и минимумы (ст. 3229, 3227) биомассы и численности мезозoopланктона. Максимумы в основном приходятся на периферию ($6^{\circ} - 6^{\circ}30'$ ю.ш.; $65^{\circ} - 65^{\circ}30'$ в.д.) и центр (6° ю.ш.; $67^{\circ}30'$ в.д.) циклонов. Минимумы приурочены к антициклональному движению вод (ст. 3235, 3234) и периферии циклонического вихря (ст. 3229, 3230).

Таким образом, в распределении суммарной численности и биомассы мезозoopланктона на полигоне отмечается тенденция к увеличению указанных характеристик в центрах антициклонов и на периферии вихревых образований в зоне их взаимодействия (фронтальные зоны).

В целом же по полигону повышенные значения (выше средней) биомассы и численности мезозoopланктона приходятся на его северную часть и как бы делят полигон на две части – северную (более богатую) и южную (бедную). Это связано, очевидно, с тем, что северная часть полигона наиболее динамичная, содержит целую систему сформированных и взаимодействующих вихрей, что способствует выносу богатых биогенами глубинных вод и развитию фито- и мезозoopланктона. Подобная картина в распределении повышенных значений отмечается для биомассы фитопланктона и первичной продукции.

Увеличение биомассы и численности мезозoopланктона (для квазиоднородного слоя) в центре циклона на юго-востоке полигона, очевидно, связано с прохождением через его центр Южной Субэкваториальной Дивергенции. Подобная картина в этом же районе наблюдалась нами ранее (Мельник, 1988).

Как известно, на синоптических масштабах периферии вихрей формируют фронтальные зоны того же масштаба. Здесь отмечают наиболее резкие градиенты термогалинной структуры вод (Федоров, 1983). Мы попытались сравнить изменения температуры в квазиоднородном слое в разных по динамике водах полигона. Конкретно были выбраны станции в северной и северо-западной его частях, отличающиеся повышенными значениями биомассы и численности. Исходя из того, что верхняя граница термоклина на I полигоне залегала от 30 до 55 м, мы выбрали горизонты 30 и 40 м, полагая, что они залегают или в самом квазиоднородном слое, или на нижней его границе (ст. 3200, 3201).

Из табл. 10 видно, что станции, приходящиеся на зону взаимодействия периферических ветвей течений и вихрей – фронтальная зона (ст. 3200, 3201), отличаются по своим температурным характеристикам от других (ст. 3197, 3209, 3223): на обоих горизонтах существенно понижается температура, что говорит о подъеме вод в этом районе. Здесь же отмечаются высокие значения биомассы и численности. Таким образом, созданная системой вихрей фронтальная зона значительно изменяет структуру мезозoopланктона.

Т а б л и ц а 10. *Изменение температуры в квазиоднородном слое в разных по динамике водах полигона*

Характеристика динамики вод	№ станции	Горизонт, м	Температура, °С
Фронтальная зона	3200	30	24,99
		40	21,32
	3201	30	26,92
		40	23,73
Центр циклона	3197	30	27,72
		40	25,91
Центр антициклона	3209	30	28,38
		40	27,94
Периферия вихря	3223	30	28,15
		40	27,58

8.4. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА

Таксономический состав биомассы и численности мезозoopланктона квазиоднородного слоя по всему полигону довольно однообразен и представлен в среднем на 90 % группой *Copepoda*. Причем основную массу этой группы (80 % суммарной численности) составляют виды 10 родов (табл. 11). Другая, наиболее массовая группа из крупных животных (от 7 до 15 % суммарной численности), представлена хетогнатами, аппендикуляриями и сифонофорами.

Анализируя пространственное распределение относительной численности различных таксономических групп по всему полигону, можно отметить отсутствие ее резких различий в разных по динамике водах полигона. В зонах максимумов биомассы и численности и вне их таксономический состав в основной массе качественно сходен между собой, т. е. наращивание биомассы идет за счет увеличения численности таксономических групп, а не изменения таксономического состава. Увеличение или уменьшение численности какого-либо рода животных можно объяснить особенностями его микро-распределения и способностью к агрегированию (см. гл. 9).

Таким образом, фронтальные зоны синоптических вихрей, вероятно, нельзя рассматривать как места образования специфических фронтальных сообществ, аналогичных тем, которые описаны для подобных зон климатических масштабов (Виноградов, 1977; Самышев, 1981; Виноградов и др., 1984). По-видимому, это связано с тем, что на масштабах синоптической изменчивости (время жизни структур изменяется от нескольких недель до нескольких месяцев; размер – десятки, первые сотни километров) динамические ситуации меняются относительно быстро и как бы “смазывают” явления откликов мезозoopланктона на оптимальные условия существования.

8.5. РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА МЕЗОЗООПЛАНКТОНА

Динамическая топография полигона показывает систему взаимодействующих течений и вихревых образований, влияющих на распределение биомассы и численности зоопланктона (см. рис. 91, 92). Одно из характерных следствий этого влияния – формирование локальных максимумов обилия зоопланктона на периферии вихревых образований и в центрах антициклонов. Поскольку эти максимумы формируются преимущественно динамикой вод, представляется интересным выяснить, как мезозoopланктон реагирует на изменяющиеся динамические особенности водных масс, а именно, как изменяется размерная структура планктона в различных по динамике водах полигона.

Из табл. 13 видно, что в центрах циклонических вихрей уменьшается относительная численность мелких размерных фракций (0,5 – 0,75 мм) и более крупных (1,5 – 3,0 мм) в 1,3 – 1,6 и 1,5 – 3 раза соответственно по сравнению с их периферийными участками. В центрах антициклонических вихрей доля мелких животных, наоборот увеличивается в 1,3 – 1,7 раза (по сравнению с центром циклона), тогда как относительная численность крупных особей (1,5 – 3,0 мм) уменьшается в 1,5 – 3 раза. Наиболее наглядно эти тенденции представлены в области действия системы вихрей в северо-западной части полигона. Объяснения этому видятся в следующем.

Подъем вод в циклоническом круговороте способствует выносу богатых биогенными элементами глубинных вод, результатом которого является развитие фитопланктона. “Языки” повышенных значений первичной продукции и численности фитопланктона (см. гл. 7) располагаются во фронтальных зонах взаимодействия циклонических и антициклонических круговоротов. Здесь же с небольшим смещением в полградуса по ходу вращения вод круговорота отмечаются максимальные значения биомассы и численности мезозoopланктона. Одновременно возрастает численность мелких размерных фракций (0,5 – 0,75 мм) в 1,3 – 1,6 раза и более крупных (1,5 – 3,0 мм) в 1,5 – 3 раза по сравнению с центром вихря.

Увеличение численности крупных животных происходит за счет миграций (все станции, находящиеся в этой фронтальной зоне, были ночными), а численности мелких размерных фракций – за счет размножения. Представлена эта группа в основном младшими копепоditными стадиями рачков родов *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Calocalanus* (см. гл. 10).

Вместе с тем действующий в этой системе антициклонический вихрь, характеризующийся направленной к центру составляющей движения вод, “засасывает” часть планктона с фронтальной зоны. В основном это мелкие фракции, не сопротивляющиеся движению водных масс. По этой причине в центре антициклона отмечается увеличение мелкой размерной фракции по сравнению с его периферийным участком. Более крупные животные (1,5 – 3,0 мм) концентрируются во фронтальной периферийной зоне.

Н. М. Воронина (1984) описала концентрирование зоопланктона в вергентных зонах за счет движения вод и стремление копепод удерживаться в определенных (оптимальных) слоях с помощью активных движений. Вполне возможно, что на периферии вихрей (т. е. в областях максимальных вергенций вод) условия обитания более благоприятны для крупноразмерных особей, являющихся к тому же активными мигрантами, которым легче противостоять перемещениям воды, чем мелким особям.

В центре циклонического вихря на юго-востоке полигона (ст. 3190) отмечаются увеличение самой мелкой размерной группы (до 0,5 мм) и уменьшение количества более крупных животных (1,0 – 1,25; 1,5 – 3,0 мм) в 3 и 2 раза соответственно по сравнению с бедными периферийными участками (ст. 3229, табл. 12). Малоразмерная группа здесь представлена в основном первыми копепоditными стадиями мелких видов *Sorepoda*. Таким образом, центр циклона с проходящей через него осью дивергенции способствует развитию в этом районе мезозoopланктона и, как следствие, увеличению его биомассы и численности.

Размерной структуре мезозoopланктона в целом свойственно достаточное постоянство во всем диапазоне размеров особей (рис. 93). Основные изменения в спектре происходят в диапазоне 0,5 – 3,0 мм (табл. 13). Форма спектра на всем полигоне практически одинакова. Максимальной по численности является размерная группа 0,5 – 0,75 мм. При увеличении размеров животных количество их уменьшается. Размерная группа до 1,25 мм “выбирает” более 80 % суммарной численности мезозoopланктона.

Самая малая размерная группа в спектре – менее 0,5 мм. Ее можно отнести к микрзоопланктону. Качественный и количественный состав этой группы не связан, очевидно, со свойствами размерной структуры сообщества, а зависит от методических погрешностей оценок, так как организмы менее 0,5 мм не долавливаются сетью ДЖОМ (сито № 49). Тем не менее, мы включили ее в анализ, учитывая, что в основном она

Таблица 11. Таксономический состав мезозoopланктона (% суммарной численности)
в разных по динамике водах I полигона

Род	Центр циклона			Центр анти-циклона		Фронтальная зона		Периферия циклона		
	3197	3214	3190	3211	3209	3201	3200	3204	3223	3229
№ ст.										
<i>Paracalanus</i> sp. +	19	38	32	25	29	25	24	28	25	33
<i>Clausocalanus</i> sp.	13	9	9	8	9	8	8	15	9	9
<i>Calocalanus</i> sp.	3	8	5	3	12	3	1	3	7	5
<i>Acartia</i> sp.	12	1	4	2	4	3	1	7	4	3
<i>Calanus</i> sp.	4	1	1	0.4	1	4	4	1	-	1
<i>Acrocalanus</i> sp.	5	5	4	8	7	4	7	6	11	4
<i>Farranula</i> sp.	7	12	2	9	6	10	12	5	7	19
<i>Oithona</i> sp.	9	9	7	14	9	9	10	8	10	8
<i>Oncaea</i> sp.	2	2	3	3	4	2	4	2	4	3
<i>Corycaeus</i> sp.	1	1	1	2	4	2	2	4	2	1
Siphonophorae	1	1	3	3	2	4	3	3	2	4
Appendicularia	5	4	2	4	4	7	4	6	5	5
Chaetognatha										

Т а б л и ц а 12. *Размерная структура мезозоопланктона (% суммарной численности) в различных по динамике водах I полигона*

Размерная группа, мм	Центр циклона				Центр антициклона		Фронтальная зона		Периферия циклона		
	3197	3214	3190		3211	3209	3201	3200	3204	3223	3229
<0.5	11	9	21		19	6	11	15	7	15	7
0.5 – 0.75	29	42	39		45	39	40	47	34	42	36
0.75 – 1.0	26	20	16		10	26	17	12	30	17	16
1.0 – 1.25	20	22	13		14	16	11	10	10	11	27
1.25 – 1.5	4	1	3		1	4	4	3	4	3	7
1.5 – 2.0	3	1	3		2	2	6	4	5	3	2
2.0 – 3.0	3	1	2		4	3	6	5	3	4	2
3.0 – 4.0	1	1	1		1	1.4	2	1	2	2	1
4.0 – 6.0	2	2	2		2	1.4	2	1	3	2	1
>6.0	1	1	1		2	1.2	1	2	2	1	1

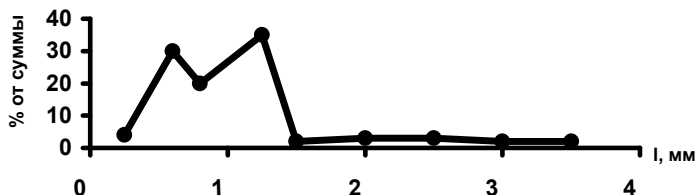


Рис. 93. Размерная структура мезозoopланктона на ст. 3196

представлена копепоditными стадиями рассмотренных в спектре взрослых особей *Paracalanus*, *Calocalanus*, *Farranula*, *Acartia* и др., а полигон снимали единообразно, т. е. ошибка в ловах постоянна и данные сравнимы.

Максимальная по численности размерная группа 0,5 – 0,75 мм представлена преимущественно взрослыми особями родов *Paracalanus*, *Oncaea*, *Calocalanus*, а также ювенильными стадиями *Clausocalanus*, *Paracalanus*, *Calocalanus*, *Farranula*, *Oncaea*, *Acartia*, *Oithona* и др. Следующие размерные группы (0,75 – 1,0 и 1,0 – 1,25 мм) представлены взрослыми рачками *Farranula gracilis*, *F. carinata*, *Clausocalanus furcatus*, *Acartia clausi*, *Oncaea venusta* и др., а также их копепоditными стадиями. Сюда же входят ювенильные стадии более крупных раков родов *Euchaeta*, *Centropages*, *Calanus*, *Temora* и др. Размерная группа в диапазоне 1,5 – 6,0 мм и более представлена в основном копепоditными и взрослыми формами крупных Copepoda, хетогнатами, аппендикуляриями, сифонофорами, зуфаузидами и др.

При единообразии размерного спектра мезозoopланктона на некоторых станциях отмечаются “всплески” численности некоторых групп. Так, на ст. 3196 (рис. 97) размерная группа 1,0 – 1,25 мм превосходит по численности максимальную (0,5 – 0,75 мм). Причиной этому служит массовое обилие в пробе самок *Clausocalanus furcatus*, составляющих 73 % суммарной численности этого размерного диапазона и 24 % всего планктона. Подобное распределение, очевидно, также связано со способностью отдельных видов мезозoopланктона к агрегированию и образованию одновидовых микроскопленений.

8.6. ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА КОПЕПОД

По соотношению самок и самцов условно можно судить о размножении копепод (Сажина, 1987). Известно, что в количественном отношении самок больше, чем самцов, но в периоды, предшествующие размножению, количество самцов возрастает.

Из табл. 14 видно, что на выделенных нами участках полигона можно отметить 3 группы животных, размножающихся: 1) преимущественно в центрах циклонических образований – *Clausocalanus furcatus*, *Oncaea venusta*; 2) во фронтальных зонах (периферия вихрей разного знака вращения) – *Oncaea media*, *Acartia clausi*, *Oithona plumifera*, *Euchaeta rimana*; 3) во всех районах вихрей одинаково – *Farranula carinata*, *F. gracilis*.

Таким образом, “готовность” разных видов к размножению проявляется не одинаково на разных участках циклонов и антициклонов.

Т а б л и ц а 13. Соотношение полов (♀ : ♂) у некоторых массовых видов *Soropoda* в разных по динамике водах / полигона

Вид	Центр циклона		Центр антициклона		Фронтальная зона		Периферия циклона		
	№ эт.	3197	3214	2111	3209	3201	3200	3204	3223
<i>Oncaea venusta</i>		0.8	1	5	1.3	2	6.8	0.7	75*
<i>Oncaea media</i>		4.7	3	3.7	1.7	2	0.7	0.7	2.3
<i>Farranula gracilis</i>		0.3	0.1	0.8	0.6	2.8	0.3	0.5	1
<i>Farranula carinata</i>		0.1	0.7	0.1	1.3	1	0.8	0.4	0.9
<i>Clausocalanus furcatus</i>		2	8.8	2.8	73*	4	5.5	41*	18
<i>Acartia clausi</i>		8	5.4	5.3	7	6.5	4*	12*	1.3
<i>Oithona plumifera</i>		13.7	38*	2.4	1	2.5	10	24*	4
<i>Cosmocalanus darwini</i>		4	-	1.6	2.5	2.5	1.4	1.7	3.5
<i>Euchaeta rimana</i>		4	0.1	8	0.2	2.5	3.5	2.5	1.4
<i>Centropages violaceus</i>		1	1.1	1	1	2	0.2*	1.6	4

* - означает отсутствие самцов;
 ** - отсутствие самок.

В этих случаях число указывает количество экземпляров в 1 м³

9.7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследуемом районе амплитуды изменчивости биомассы мезозoopланктона изменялись для квазиоднородного слоя от 33 до 268 мг·м⁻³, для слоя 0 – 200 м – от 27 до 138 мг·м⁻³. По численности эти значения для квазиоднородного слоя составляют от 393 до 1733 экз·м⁻³. Изменчивость структурных характеристик мезозoopланктона обусловлена динамикой вод синоптического масштаба – движением и взаимодействием циклонических и антициклонических вихревых образований.

В распределении суммарной численности и биомассы зоопланктона на полигоне отмечается тенденция увеличения указанных характеристик в центрах антициклонов, на периферии циклонов и в зонах взаимодействия вихревых образований.

В том случае, когда через центр циклона (юго-восток полигона) проходила Южная Субэкваториальная Дивергенция, повышенные значения биомассы и численности зарегистрированы в его центре.

Таксономический состав мезозoopланктона не меняется в различных по динамике водах полигона. Нарастивание биомассы идет за счет увеличения численности присутствующих таксономических групп.

В центрах циклонических вихрей (северная, более богатая часть полигона) относительная численность мелких животных (0,5 – 0,75 мм) уменьшается в 1,3 – 1,7 раза, тогда как в центрах антициклонических вихрей и во фронтальных зонах взаимодействия течений и вихрей доля их увеличивается. Здесь же наблюдается увеличение мелких ювенильных стадий Copepoda. В целом, размерный спектр мезозoopланктона единообразен по всему полигону и характеризуется преобладанием размерной группы 0,5 – 0,75 мм, составляющей в среднем 40 % суммарной численности.

“Готовность” разных видов мезозoopланктона к размножению проявляется не одинаково в различных по динамике водах полигона.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ФОРМИРОВАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ СКОПЛЕНИЙ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА В СВЯЗИ С ДИНАМИКОЙ ВОД И МИГРАЦИЯМИ ПЛАНКТОНА

9.1. ВВЕДЕНИЕ

Проблема вертикального и горизонтального распределения планктона - от масштабов заливов и отдельных морей до географической изменчивости по акватории Мирового океана - всегда была в центре внимания гидробиологов. Количественный учет организмов планктона, проводившийся многими экспедициями в различных географических зонах Мирового океана, требовал решения задач, связанных с вопросом о репрезентативности полученных планктонных проб. Ряд авторов пытались найти решение, применяя статистические методы анализа временных серий, взятых последовательно планктонной помпой. Изучение планктона с помощью насосов показало, что агрегированность встречается в широком диапазоне масштабов. В качестве одного из компонентов ошибок при взятии планктонных проб рассматривалось неслучайное пространственное распределение организмов (Wiebe, Holland, 1968). В конце 50-х годов прошлого столетия среди исследователей укрепилось мнение, что ошибки, связанные с неслучайностью распределения зоопланктона, являются серьезной проблемой, однако они не изучались. Впервые Д. Кушинг и др. (Cushing, Tungate, 1963) предоставили данные о размерах обычных и смешанных агрегаций, изменении их пространственно-временной структуры. О важности исследования пространства в области небольших масштабов порядка десятков - сотен метров упоминает Р. Касси (Cassie, 1963).

Концепция микрораспределения впервые возникла в связи с определением ошибок при взятии проб в ходе крупномасштабных горизонтальных исследований. По мнению Р. Касси, изучение микрораспределения требует использования статистических методов и имеет дело больше с качественными, нежели количественными изменениями в планктоне (Cassie, 1963). Значение мелкомасштабной пятнистости зоопланктона как компонента ошибки при сборах проб отмечалось многими авторами в 1936-1968 гг. Тем не менее, информация о структуре пятнистости планктона практически отсутствовала (Wiebe, 1970). В 1968 г. П. Виб (Wiebe, Holland, 1968) обобщил данные предыдущих исследований, предложил математическую модель сетных ловов при условии, что через сеть проходит вода, содержащая агрегации особей зоопланктона. Было показано, что размер и распределение пятен влияют на точность определения численности организмов в толще воды. Таким образом, им был поставлен вопрос об изучении размеров пятен, плотности, численности в них и распределения центров пятен. В 1970 г. П. Виб (Wiebe, 1970) исследовал размеры, форму распределения пятен и плотность видов в них и вне пятен. Им были получены 220 пятен размером 13 - 16 м при допущении, что все пятна круглой формы.

Обобщая материал предыдущих исследований, Р. Ставн (Stavn, 1972) делает вывод о том, что наиболее часто организмы в природных условиях распределены "пятнами". В пространственной структуре планктонных полей существует широкий спектр разномасштабных неоднородностей "пятен": от метров до тысяч километров (Longhurst, 1981). В 70-годы все больший интерес проявлялся к уровням пространственного распределения порядка десятков - сотен метров (Stavn, 1972), так как наиболее сильно агрегированность планктонных организмов проявляется на мелкомасштабном уровне (десятки - сотни метров). Установлено, что зоопланктон и микропланктон, как правило, распределены неравномерно по горизонтали и вертикали. Плотность организмов в скоплениях может в 100 -1000 раз превышать среднюю плотность популяции, оцененную по ловам планктонной сетью (Omori et al., 1972). Скопления образуются простейшими, сцифоидными медузами, копеподами, мизидами, сергестидами и т.д. С накоплением

данных о форме и размерах неоднородности зоопланктона все более остро встает вопрос о механизмах формирования скоплений планктонных организмов. Проблема природы образования локальных скоплений в распределении организмов подвергалась "атакам" статистиков с переменным успехом (Stavn, 1972).

По мере развития исследований стало появляться все больше новых направлений в изучении распределения планктона в масштабах десятков - сотен метров, в том числе определение пространственных характеристик пятен планктона различной природы; выявление зависимости пятнистости распределения от биотических и абиотических факторов среды (с выходом на предполагаемые механизмы образования пятен).

Анализируя процесс формирования скоплений зоопланктона, М. Фашам и др. (Fasham et al., 1974) брали пробы при помощи ЛХПР на протяжении 1800 - 4560 м на глубине 550 м в Атлантике. Они получали данные о размере пятен и характеристиках параметров плотности и численности животных. При этом они считали пятна круглыми с постоянным количеством животных в каждом из них. Однако все это не подтверждено данными. Основные предложения этих авторов сводятся к следующему: 1) пятна численности планктона с определенными и неопределенными границами существуют; 2) они становятся похожими друг на друга при определенных масштабах исследований и их можно охарактеризовать несколькими параметрами. К. Смит и др. (Smith et al., 1976) полагают, что будет более удобно дать характеристику пространственного колебания численности зоопланктона с учетом факторов их образования, не делая упор на зоны высокого скопления планктона - пятна. По их мнению, изучение должно сводиться к следующему: 1) плотность колебаний численности имеет любые размеры и амплитуды; 2) существуют связи между различными плотностями и различиями в компонентах окружающей среды, таких, как температура или плотность других видов.

Таким образом, был конкретизирован вопрос о взаимосвязи высоких концентраций планктона масштабом десятков - сотен метров и гидрофизических параметров среды. В дальнейшем было показано, что динамика водной среды может оказывать сильное влияние на процессы пятнообразования и структуру распределения планктона. Так, вихри, значительно меньшие размера пятна, вызывают его распад из-за турбулентной диффузии, в то же время вихри большого размера оказывают стабилизирующее воздействие. Был создан ряд моделей, описывающих механизм пятнообразования (Platt, Denman, 1975). В 1978 г. Л. Гури и др. был поставлен вопрос о необходимости изучения продолжительности существования пятен (Nauy et al., 1977). А. Окубо показал, что время существования пятен связано с механизмами их образования и механизмами влияния на них среды (Okubo, 1978). Он выделил много факторов, определяющих пятнистое распределение зоопланктона.

Позже было показано, что во многих случаях неравномерность горизонтального распределения планктона обуславливается не одним каким-нибудь фактором, а совокупностью различных факторов, не только абиотических, но и биотических (Киселев, 1980). Не имея конкретных доказательств, наиболее полный перечень факторов образования пятен приводит Р. Ставн (Stavn, 1972); к ним он относит физико-химические граничные условия - освещенность, температуру, соленость, адвективный перенос, возникающие вследствие него мелкомасштабные турбулентные возмущения; поведенческие факторы - реакции на представителей своего вида (половые), межвидовую конкуренцию. Г. Парсонс с соавторами (Парсонс и др., 1982) считают, что все виды пятнистости вызваны факторами, перечисленными выше, но главным образом - совокупностью факторов среды и ответных физиологических реакций организмов. Нужно сразу оговорить влияние методов сбора и обработки материала. Т. Платт и др. (Platt, Denman, 1975) утверждают, что методы сбора материала могут оказывать влияние на наблюдаемую картину пятнистости. Стало известно, что формирование трофических структур сообществ происходит на мелкомасштабном уровне, где существенную роль играет двигательная активность особей, которая даже у личинок рыб не превышает 100 м в сутки (Парсонс и др., 1982). Следовательно, для изучения пищевых ресурсов трофических уровней и, отчасти, выживаемости молодежи, очень важно исследовать мелкомасштабное распреде-

ние зоопланктона (Парсонс и др., 1982). В связи с вышеуказанным, особое значение приобретает изучение факторов, формирующих скопления. Имеется большое количество сообщений о концентрации планктонных организмов в ветровых полосах (Barton, 1983). Для слоя термоклина было показано, что эффект горизонтальной пятнистости меньше влияет на вариабельность численности зоопланктона; основное воздействие оказывает вертикальное изменение характеристик водной толщи, происходящее, вероятнее всего, из-за действия внутренних волн, распространяющихся вдоль пикноклина (Pugh, Boxshall, 1984).

В настоящее время ставится задача изучения пятнистости пространственного распределения планктона в связи с биотическими и абиотическими факторами среды (с выходом на механизмы образования пятен), что дает возможность решить вопросы экологической значимости пятен различного масштаба в функционировании экосистем.

Необходимо отметить условности механизмов образования мелкомасштабных пятен, упомянутых вышеперечисленными авторами, поскольку они зачастую оторваны от реальной, очень сложной динамики водной среды, с которой мы сталкиваемся, проводя исследования в открытом океане.

Мелкомасштабное распределение поверхностного зоопланктона изучалось нами в январе - марте 1987 г. в 23-м рейсе и в феврале 1988 г. в 26-м рейсе нис "Профессор Водяницкий" на трех полигонах. В 14-м рейсе нис "Профессор Водяницкий" в пределах этих же районов проводились исследования мезомасштабной структуры полей поверхностного зоопланктона с пространственной дискретностью 30 миль. Было установлено, что большой вклад в мезомасштабную изменчивость поля распределения зоопланктона вносят мелкомасштабные составляющие.

Одной из задач работ, проводимых в 23-м и 26-м рейсах, было изучение закономерностей формирования планктонных скоплений в динамически активных зонах океана, т. е. установление функциональной связи между гидрофизическими и биологическими параметрами среды.

Конкретной задачей являлось: 1) описание районов исследований с точки зрения общих гидрофизических характеристик и связь полей биомассы планктона с параметрами среды на различных уровнях масштабов; 2) установление степени влияния динамики вод на характер мелкомасштабной пространственной неоднородности распределения зоопланктона.

Исследования проводили на трех пространственных уровнях:

1) макромасштабный уровень - соответствует размерам полигонов. Описываются гидрофизический режим и распределение биомассы зоопланктона, характерные для данного района, времени исследований, и связь мелкомасштабной пятнистости с долгоживущими элементами динамики вод;

2) мезомасштабный уровень - описываются распределение зоопланктона и его взаимодействия с гидродинамическими явлениями масштабов порядка 30 миль, а также связь мелкомасштабной пятнистости с мезомасштабными вихревыми образованиями;

3) мелкомасштабный уровень - описываются распределение зоопланктона в диапазоне единиц, десятков - сотен метров в пределах одного высокочастотного разреза и связь мелкомасштабных пятнистых структур с особенностями океанографических характеристик квазиоднородного слоя.

Критерием влияния динамической активности водной массы на мелкомасштабное распределение зоопланктона в той или иной части исследованных районов можно считать соотношение изменчивости размеров, частот встречаемости и динамики распределения мелкомасштабных скоплений зоопланктона. Для корректного сопоставления общих законов распределения биомассы и интенсивности пятнистости необходимо разделять полигон на зоны с пространственно однородным полем флуктуаций биомассы и статистически значимыми различиями среднего уровня биомассы. Известно, что зоны с максимальными значениями биомассы приурочены к периферии циклонических вихрей. Представляется интересным оценить влияние общего уровня биомассы зоопланктона в рамках всех полигонов на интенсивность мелкомасштабной пятнистости, а также

выяснить влияние вихревой активности на процессы формирования пятнистой структуры.

Необходимо было оценить степень влияния биологических факторов на механизмы формирования и, отчасти, функционирования планктонных скоплений, изменение количества скоплений, их плотности, а также концентрации организмов в них, в зависимости от суточных ритмов процессов жизнедеятельности планктона. Кроме того, изучить видовую, размерную и возрастную структуру гидробионтов в скоплениях, особенности качественного состава и количественного распределения мезозoopланктона в пятнах на отдельных разрезах.

9.2. ПРИБОРЫ, МЕТОДИКА СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛОВ

В рамках поставленной задачи в 23-м и 26-м рейсах нис “Профессор Водяницкий” проведены работы на 3 полигонах в южной и северной дивергентных зонах и Маскаренской котловине Индийского океана.

Съёмка I и II полигонов (23-й рейс) микроразрезами в каждой точке сетки станций осуществлялась с помощью установки “Комплекс Поле” (рис. 94), а съёмка полигона III (26-й рейс) – с помощью установки “Комплекс Био” (рис. 95) на базе спаренных погружных насосов для обеих установок.

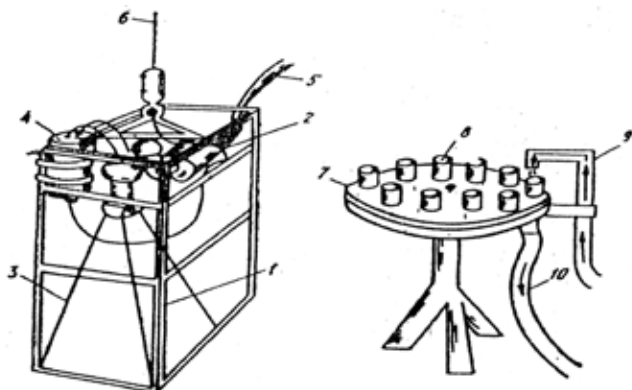


Рис. 94. Установка “КОМПЛЕКС ПОЛЕ”

1 - несущая рама погружного устройства; 2 - погружные насосы; 3 - планктонная сеть; 4 - коммутатор; 5 - подающий шланг; 6 - кабель-трос; 7 - столик бортового устройства; 8 - фильтрационный стакан; 9 - подающий патрубок; 10 - сливной шланг

“Комплекс Поле” – установка, состоящая из погружного пробоотборника, комплекта шлангов и фильтрующего устройства, размещенного на борту судна. В каждую пробу входил планктон из слоя 0-45 м (на I полигоне) и из слоя 0 м-верхняя граница термоклина (на II и III полигонах). Объем профильтрованной воды в каждой пробе составлял 1,5 м на I полигоне и от 0,8 до 1,5 м (в зависимости от толщины квазиоднородного слоя) на II и III полигонах.

Отбор проб погружным устройством осуществлялся в зондирующем режиме в период дрейфа судна. Проба воды, пройдя через фильтрующий конус, сгущалась, затем попадала в насосы, которые по системе шлангов подавали ее на фильтр бортового уст-

ройства, где происходило окончательное ее сгущение. Затем погружной блок вновь поднимался на поверхность, фильтрующее сито бортового устройства заменялось на новое, и цикл повторялся. Продолжительность одного зондирования составляла около 1 мин., а время, истраченное на подготовку следующего зондирования – 1,5 мин. В таком режиме на каждой станции собирали 12 проб, причем временная дискретность сборов на станции составляла в среднем 2,5 мин., а пространственная определялась силой ветрового дрейфа. Всего сделано 600 ловов на I полигоне и 240 ловов на II полигоне. Фильтры с пробой зоопланктона фиксировались в пробирках в 10 мл спирта.

Съемка III полигона микроразрезами на каждой станции, как указывалось ранее, осуществлялась с помощью “Комплекса Био” и включала 252 лова. Эта установка также состояла из погружного пробоотборника, комплекса шлангов, бортового фильтрующего устройства, но была оснащена регистратором глубины с цифровой индикацией. Отбор

проб погружным устройством осуществлялся также в зондирующем режиме. В районе каждой станции III полигона выполняли в дрейфе разрез, на котором собирали 12 проб зоопланктона из верхнего квазигодородного слоя. Временная дискретность на каждой станции составляла также порядка 2,5 мин, пространственная определялась силой ветрового дрейфа.

От “Комплекса Поле” последний прибор (“Комплекс Био”) отличался четко установленными параметрами технологического отбора проб, так как произвольное сочетание скорости спуска – подъема, скорости прокачки проб жидкости по шлангу при известных геометрических параметрах пробоотборника ведет к нарушению требуемого соотношения временной и пространственной дискретности процесса отбора проб.

Повышение качества процесса отбора за счет увеличения достоверности отбираемых проб достигалось путем спуска-подъема планктонной сети (объем внутренней полости H , площадь поверхности сита S , суммарная площадь ячеек δ , с одновременной откачкой воды из внутренней полости сети насосом с максимальной производительностью Q , шланг длиной L). Спуск-подъем планктонной сети производился со скоростью V , определяемой из соотношения

$$A/V = \frac{H \pi d^2}{4QL} \cdot \frac{\sigma}{S}, \quad (23)$$

где A – выбранная пространственная дискретность (расстояние между ловами).

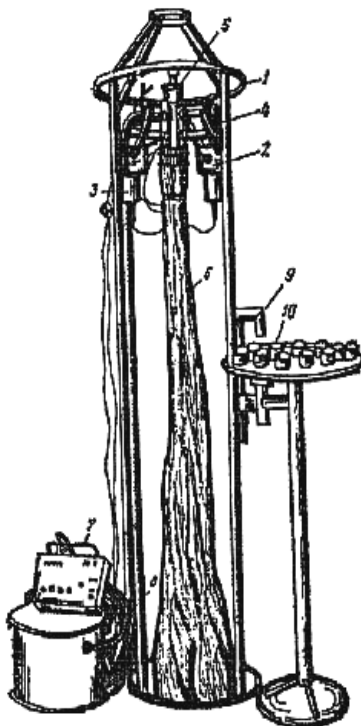


Рис. 95. Установка “Комплекс Био”.

1 – несущая рама; 2 – погружной насос; 3 – регистратор глубины; 4 – подающий патрубок; 5 – соединительный шланг; 6 – планктонная сеть; 7 – блок управления; 8 – блок питания; 9 – фильтрационная установка; 10 – стакан мягкой фильтрации

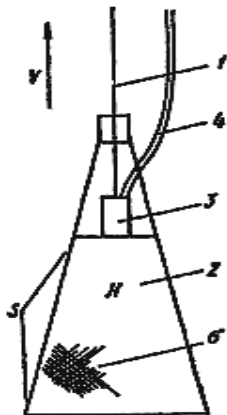


Рис. 96. Схема отбора проб воды:
1 – кабель-трос; 2 – сеть; 3 – насос; 4 – шланг

работав результаты многофакторного эксперимента, установили, что время спуска в пределах исследуемого уровня A/V , за которое откачивается необходимый и достаточный объем воды, уловленный с этого уровня планктонной сетью, определяется этим уравнением. Проведя всесторонний статистический анализ и проверив все возможные варианты сочетаний реальных (существующих на практике и прогнозируемых) значений Q , H , S , δ , α , L , а также учитывая, что принимать $A < 1$ нецелесообразно, определили, что интервал реальных значений V – от 0,3 до 2,2 м с⁻¹. На рис. 96 представлена схема способа отбора проб воды. На кабель-тросе 1 со скоростью V в водоем опускаются планктонная сеть 2 с внутренним объемом полости H , площадью поверхности сита S и размером ячеек δ , и погружной насос 3 с максимальной производительностью Q , к которому подключен шланг 4 длиной L и внутренним диаметром α . Пространственная дискретность A задается в зависимости от задач эксперимента. Параметры способа отбора проб воды находятся из соотношения (23).

Съемки полигонов по стандартной сетке станций сетями ДЖОМ и Джеди. Сборы проб зоопланктона выполняли сетями ДЖОМ (диаметр отверстия 0,8 м с капроновым ситом № 49) и сетями Джеди (диаметр входного отверстия 0,36 м с капроновым ситом № 49). На двух полигонах в период 23-го рейса осуществлялись тотальные обловы сетью ДЖОМ квазигоднородного слоя и слоя 0-200 м. На полигоне в 26-м рейсе сборы проб выполняли сетью Джеди, при этом осуществлялись тотальные обловы слоя 0-10 м, квазигоднородного слоя и слоя нижняя граница термоклина–300 м. Пробы сгущались до 50 мл в фильтрующем стаканчике на кусочке сита № 49 и фиксировались спиртом.

Отбор проб при изучении суточной динамики биомассы зоопланктона. В 23-м рейсе на каждом полигоне пробы собирали сетью ДЖОМ при дрейфе судна с целью выявления суточной динамики распределения и миграций организмов планктона. Облавливали три слоя – квазигоднородный, слой термоклина и слой от нижней границы термоклина до 200 м. Каждую серию проб собирали с временной дискретностью 3 ч в течение 2 сут. в 6, 9, 12, 15, 18, 21, 0, 3, 6 ч местного времени. Пробы сгущали до 50 мл и фиксировали в 100-миллиметровых склянках 35 мл спирта.

В 26-м рейсе нис «Профессор Водяницкий» сбор проб на суточной станции выполняли сетью Джеди. Облавливали слои 0 - 10, 0 - 50, 50 - 200 и 200 - 300 м. Серию проб собирали с временной дискретностью 3 ч в стандартные часы суток — 6, 9, 12, 15, 18,

Указанное соотношение параметров способа отбора проб воды получено из следующих соображений. Перемещающаяся планктонная сеть на определенном уровне отбора захватывает в свою внутреннюю полость объем воды H . Часть этого объема просачивается из внутренней полости сети через ячейки сита. Она характеризуется критерием S/δ и определялась экспериментально. Скорость движения жидкости по шлангу рассчитывалась как $\frac{4Q}{\pi d^2}$.

Время подъема уловленной порции воды – соответственно $\frac{H\pi d^2}{4QL} \frac{\sigma}{s}$. Учитывая потери скоро-

сти движения жидкости по шлангу, определяемые экспериментально или теоретически, и, об-

21, 0, 3, 6 ч местного времени.

Камеральная обработка и анализ материалов. После сбора мезозoopланктона и их промежуточной фиксации в процессе первичной обработки проводили взвешивание сырой биомассы каждой пробы на торсионных весах WT-1000 мг. Затем пробы фиксировали 4%-м раствором формалина. При камеральной обработке пробы, собранные сетями ДЖОМ, разводили до 1000 мл водой. Из разбавленной пробы брали по 1 мл шпатель-пипеткой и поочередно просматривали в камере Богорова под микроскопом МБС-9. Остаток пробы сгущали и определяли в нем количество крупных и редких форм. Пробы, полученные с помощью насосной установки, по частям просматривали в камере Богорова и анализировали по той же схеме, что и сетные пробы.

Проделан полный таксономический анализ всех насосных проб. При статистической обработке в основу анализа данных о пространственном распределении биомассы мезозoopланктона положено представление об этом распределении как о пространственно-временном случайном поле. Первый этап математического анализа описывает совокупность мелкомасштабных неоднородностей, образующихся на фоне общих закономерностей распределения биомассы зоопланктона. Эти неоднородности интерпретируются как статистические флуктуации и подвергаются стандартному статистическому анализу. Данные, полученные при исследовании полигонов мелкомасштабными разрезами в точках стандартной сетки станций, показывают, что распределение зоопланктона носит четко выраженный пятнистый характер.

Для сравнительной характеристики частоты встречаемости пятен в различных точках полигона был рассчитан условный показатель - количество пятен на 1000 м. При этом за пятна принимали такие области, в которых биомасса зоопланктона в 3 - 5 раз выше окружающей, фоновой. Для выявления влияния суточной миграции зоопланктона на мелкомасштабное распределение в квазиднородном слое построены графики хода вертикального изменения биомассы, осредненные по трехчасовым периодам суток. Для оценки видового состава и межвидовых взаимоотношений мезозoopланктона построены развернутые таксономические карты численности.

9.3 ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОЛЕЙ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА ЮЖНОЙ И СЕВЕРНОЙ ДИВЕРГЕНЦИЙ ПРИЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЗОНЫ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА И РАЙОНА МАСКАРЕНСКОЙ ВПАДИНЫ

Для I полигона характерна высокая степень неоднородности распределения абсолютного значения биомассы зоопланктона. Размах колебаний биомассы по данным сетных ловов в слое 0 м-верхняя граница термоклина (квазиднородный слой) составлял $33 - 268 \text{ мг м}^{-3}$ в слое 0 - 45 м - $6 - 260 \text{ мг м}^{-3}$, в слое 0 - 200 м - $25 - 138 \text{ мг м}^{-3}$. Полигон, соответственно, подразделяется на две зоны со статистически значимыми различиями среднего уровня биомассы (табл. 15). Разделение на зоны проходит примерно по 6° ю. ш. Такая закономерность характерна для всех исследованных слоев и наиболее четко просматривается на карте (рис.101). Для южной части полигона характерны более низкие значения биомассы зоопланктона, чем для северной.

Т а б л и ц а 14. Средние уровни биомассы (мг м^{-3}) на I полигоне (по средним на каждом мелкомасштабном разрезе)

Зона полигона	0 м - термоклин	0 - 45 м	0 - 200 м
Южная	80	30	51
Северная	151	60	94

Расположение границы раздела зон приблизительно совпадает с проходящей через полигон в широтном направлении зоной дивергенции. Максимальные значения биомассы зоопланктона в северной части полигона приурочены к периферии циклонического вихря.

Согласно результатам Г. А. Гольдберга (Goldberg, 1985, Гольдберг, 1986, Щербатенко, Гольдберг, 1991) области корреляции показывают характерные размеры мезомасштабных неоднородностей распределения биомассы зоопланктона. Такие неоднородности, очевидно, возникают под действием турбулентного перемешивания и адвективного переноса. Характерные размеры неоднородностей, оцениваемые через радиус корреляции, приведены в табл. 15.

Т а б л и ц а 15. *Характерные размеры мезомасштабных неоднородностей, мили*

Зона полигона	0 м - термоклин	0 - 15 м	0 - 200 м
Южная	6,0	54	60
Северная	5,4	48	54

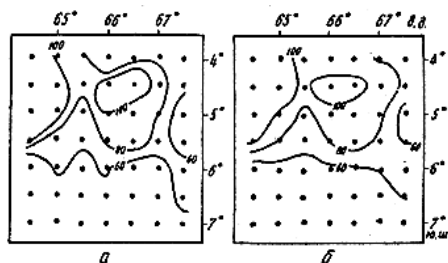


Рис. 97. Распределение биомассы зоопланктона, мг. м^{-3} в слое 0- 200 м по данным сборов ДЖОМ (I полигон):

a – абсолютные значения биомассы; *б* – значения биомассы после исключения суточного тренда

Для I полигона характерна высокая мезомасштабная динамика водной среды, что, по-видимому, отражается на поле распределения планктона. При сопоставлении карт осредненного распределения концентрации зоопланктона (рис. 98) и данных динамической топографии видно, что относительно высокие значения биомассы находятся на периферии циклонических образований в северо-западной, центральной и юго-восточной частях полигона.

По данным, собранным с помощью “Комплекса Поле”, средняя для каждого мелкомасштабного разреза биомасса зоопланктона в слое воды 0 – 45 м варьировала в диапазоне 20 – 145 мг. м^{-3} . В табл. 17 приведены значения среднего уровня биомассы каждого мелкомасштабного разреза и дисперсии σ^2 распределения биомассы по всему полигону. Величины дисперсий биомассы по зонам значительно меньше, чем общая дисперсия по полигону. Различия уровней биомассы в северной и южной зонах являются статистически значимыми при таких значениях дисперсии. Следовательно, влияние крупномасштабной изменчивости на распределение биомассы в пределах каждой зоны значительно меньше, чем по полигону в целом. Это хорошо иллюстрирует карта осредненных значений (рис. 99).

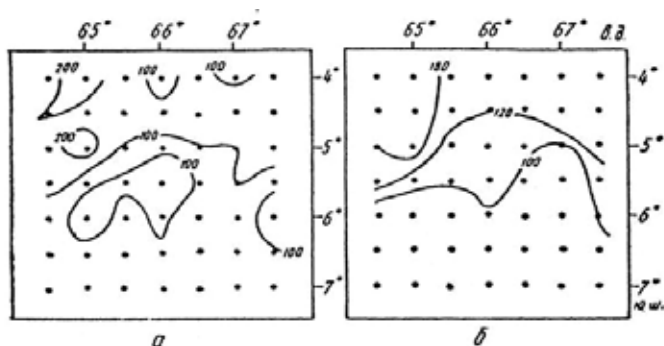


Рис. 98. Распределение биомассы зоопланктона, мг м^{-3} , в слое 0 м – верхняя граница термоклина по данным сборов сетями ДЖОМ (I полигон).
Обозначения те же, что и на рис. 97

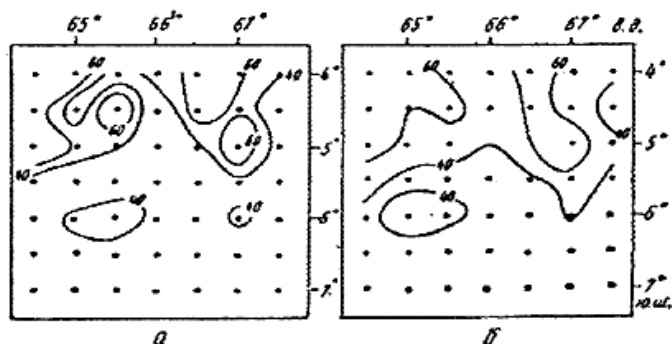


Рис. 99. Распределение биомассы зоопланктона, мг м^{-3} , в слое 0 – 45 м по средним значениям на каждом мелкомасштабном разрезе, выполненном “Комплексом Поле” (I полигон):

a – абсолютные значения биомассы, осредненные по каждому мелкомасштабному разрезу, мг м^{-3} ; *b* – те же значения после исключения суточного тренда

Изложенные результаты приводят к выводу, что крупномасштабная изменчивость поля биомассы на полигоне в основном выражается в разделении его на две крупные зоны со средним уровнем биомассы 60 мг м^{-3} (северная зона) и 30 мг м^{-3} (южная зона) (табл.17). Граница раздела между северной и южной зонами – линия дивергенции (рис. 98 и 99). При этом основная часть зоны дивергенции расположена в южной зоне, характеризующейся пониженным уровнем биомассы.

Повышенный уровень биомассы в северной зоне связан с влиянием расположенного там крупного циклонического вихря (рис. 99). Этот вывод подтверждается данными о значительном повышении первичной продукции в слое фотосинтеза в области вихря (см. гл. 7). Возможно также поступление обогащенных планктоном вод из зоны Экваториального Противотечения.

По данным, представленным в гл. 5, мезомасштабная изменчивость поля биомассы для южной зоны характеризуется четко выраженной анизотропией области корреляций. Максимальный радиус корреляций ориентирован на северо-запад и составляет 55 миль, а в направлении на северо-восток – 35 миль. Для северной зоны анизотропия области корреляций выражена очень слабо: в северо-западном направлении радиус корреляций 40 миль, а в северо-восточном направлении – 35 миль. Неоднородности указанных масштабов возникают, по-видимому, под действием адвективного переноса и мезомасштабного вихревого перемешивания (Раймонт, 1988).

Т а б л и ц а 16. Основные характеристики крупно- и мезомасштабной пространственной структуры поля биомассы ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) зоопланктона в слое 0 - 45 м
(“Комплекс Поле”)

Зоны I полигона	Диапазон	Средний уровень	Дисперсия
Полигон в целом	20 - 145	45	175
Северная зона	20 - 145	60	120
Южная зона	20 - 90	30	15

Т а б л и ц а 17. Основные характеристики мелкомасштабных неоднородностей распределения биомассы зоопланктона

Полигон	Колебания и средние значения	Количество скоплений на 1000 м	Размеры скоплений, м	Расстояние между скоплениями, м	Отношение биомасс скопления/фон
I	Диапазон Среднее	1 – 15 4	15 – 120 40	30 – 200 90	3 – 10 4
II	Диапазон Среднее	1 – 6 3	16 – 230 90	20 – 900 170	3 – 9 4
III	Диапазон Среднее	1 -	30 – 100 60	- -	3 – 5 3

Т а б л и ц а 18. Распределение среднего уровня биомассы и интенсивности пятнистости на I полигоне (“Комплекс Поле”)

Зона	Средняя биомасса, $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$	Количество пятен на 1000 м
Северная часть полигона	60	4,3
Зона конвергенции	38	4
Южная часть полигона	30	4,5

По данным сетных ловов для II полигона характерна большая степень неоднородности распределения зоопланктона в квазигодном слое (рис. 100). Размах колеба-

ний биомассы зоопланктона в этом слое составляет $50-302 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. В отличие от I полигона нам не удалось выделить зон со статистически значимыми различиями среднего уровня биомассы. На карте видно, что относительно высокие значения биомассы находятся на периферии циклонических образований в северо-западной и юго-восточной частях полигона. Для полигона, исследованного в 26-м рейсе, характерны крайне низкие значения биомассы мезозоопланктона, что соответствует олиготрофным районам океана. Размах колебаний абсолютных значений биомассы во всем квазиоднородном слое (0 м - верхняя граница термоклина, рис. 101) составлял $7-33 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ при среднем значении $17,9 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$.

Мелкомасштабная изменчивость поля биомассы. Обработка данных локальных разрезов показала, что на большинстве станций полигона мелкомасштабное распределение биомассы имеет пятнистый характер. На рис. 102 представлена временная реализация распределения биомассы на каждом мелкомасштабном разрезе I полигона.

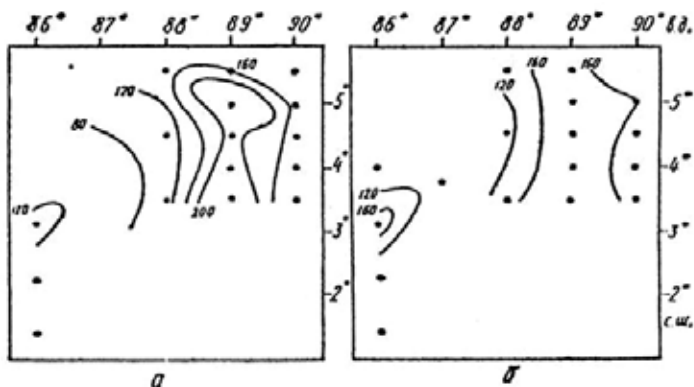


Рис. 100. Распределение биомассы зоопланктона в квазиоднородном слое, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, по данным ловов сетями ДЖОМ (I полигон).

Обозначения те же, что и на рис. 99

Сводные данные об основных характеристиках пятнистости на полигонах, приведенные в табл. 18, показывают, что для I и II полигонов мелкомасштабные скопления являются типичным, часто встречающимся (в среднем 3-4 раза на 1000 м) элементом пространственной структуры планктонного поля. На I полигоне показатель пятнистости варьировал от 1 до 15 со средним 4 (рис. 103, а), а на II полигоне - от 1 до 6 со средним значением 3 (рис. 104, б). Сами скопления невелики (средний размер 40-90 м).

На рис. 104, а, б приведены эмпирические плотности распределения масштабов пятен и расстояния между ними. Эти плотности одномодальны, модальное значение размера пятна - 40 м, расстояния между пятнами - 90 м. Такое явление характерно лишь для мелкомасштабных неоднородностей. Протяженность пятен на I полигоне варьировала от 15 до 120 м, на II полигоне - от 16 до 230 м. Функция плотности вероятности горизонтальных размеров пятен приводится на рис. 104, в, наиболее часты: 40 м - I полигон, 90 м - II полигон. Расстояние между пятнами на I полигоне варьировало от 30 до 200 м (рис. 104, б), наиболее часто - от 60 до 90 м, на II полигоне - от 20 до 900 м, наиболее часто - от 150 до 200 м.

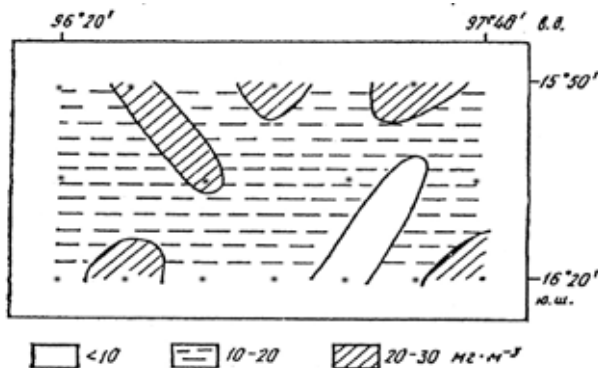


Рис. 101. Распределение биомассы зоопланктона, мг м^{-3} , в квазиоднородном слое (II полигон).

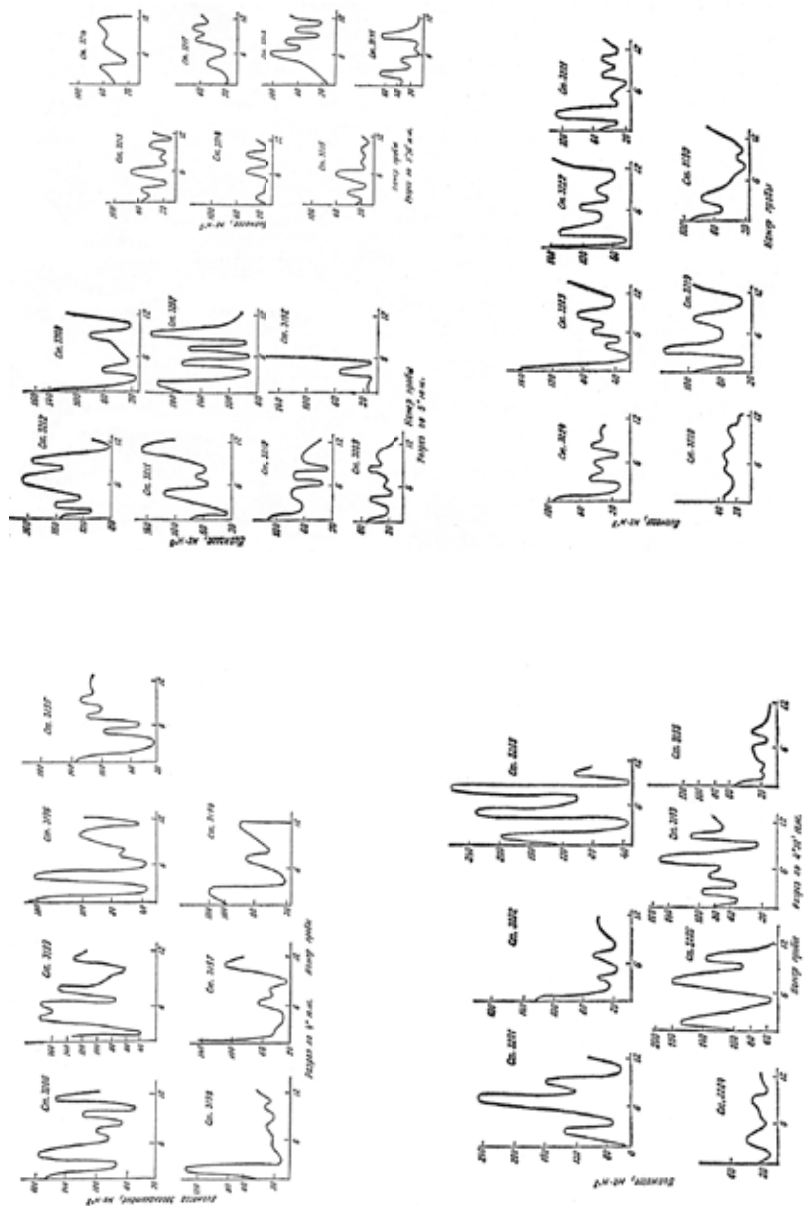
Звездочками обозначены точки взятия проб в ночное время

На рис. 104, ε приведена эмпирическая функция распределения соотношения концентраций биомассы в пятне и фоне. Эти данные показывают, что вероятность обнаружения скоплений с концентрацией биомасс, в десятки - сотни раз превосходящей фоновые значения, в наблюдаемые периоды в квазиоднородном слое очень мала.

Величина соотношения биомассы в скоплениях и фоне колеблется на I полигоне от 3 до 10 (рис. 104, ε), наиболее часто - до 4-5 раз, а на II полигоне - от 3 до 9, наиболее часто - до 4 раз.

Для мелкомасштабных разрезов, проделанных на III полигоне, характерно, что распределение биомассы в большинстве случаев носит неравномерный характер, а ее колебания лежат в пределах доверительного интервала для X , т.е. пятнистость практически отсутствовала. Лишь в четырех случаях (ст. 3721, 3722, 3723, 3740) нами регистрировались пятна. Эти пятна представляют собой одиночные скопления зоопланктона размером 30 - 100 м.

В табл. 16 приведены значения среднего уровня X и дисперсии σ^2 биомассы по всему I полигону. Это позволяет оценить коэффициент агрегированности, который рассчитывается как $k = \sigma^2/X$. Величина k на I полигоне близка к 4, что, как известно, свидетельствует о значительной изменчивости распределения биомассы. Если исключить влияние на результаты исследования пространственной структуры суточных изменений биомассы, наблюдающихся при миграциях, то, как показывают данные табл. 16, средний её уровень в северной зоне оказался вдвое выше, чем в южной. Величины дисперсий биомассы по зонам значительно меньше, чем общая дисперсия по полигону. При таких значениях дисперсии различия в уровне биомассы между северной и южной зонами статистически значимы. Значение коэффициента k для северной зоны близко к 1,2, а для южной составляет 0,5. Это демонстрирует, что северная и южная зоны полигона действительно различаются. Разделение на зоны по среднему уровню биомассы не оказывает влияния на интегральный показатель - количество пятен на 1000 м, о чем свидетельствует табл. 18. При этом на I полигоне не обнаружено достоверных различий между статистическими характеристиками пятен в северной и южной зонах. Изменения общего уровня биомассы в целом по полигону не оказывают существенного влияния на формирование мелкомасштабной пятнистости по крупным зонам. Вместе с тем, нельзя отрицать зависимость интенсивности пятнистости от уровня биомассы, чему служит примером полигон, обследованный в 26-м рейсе.



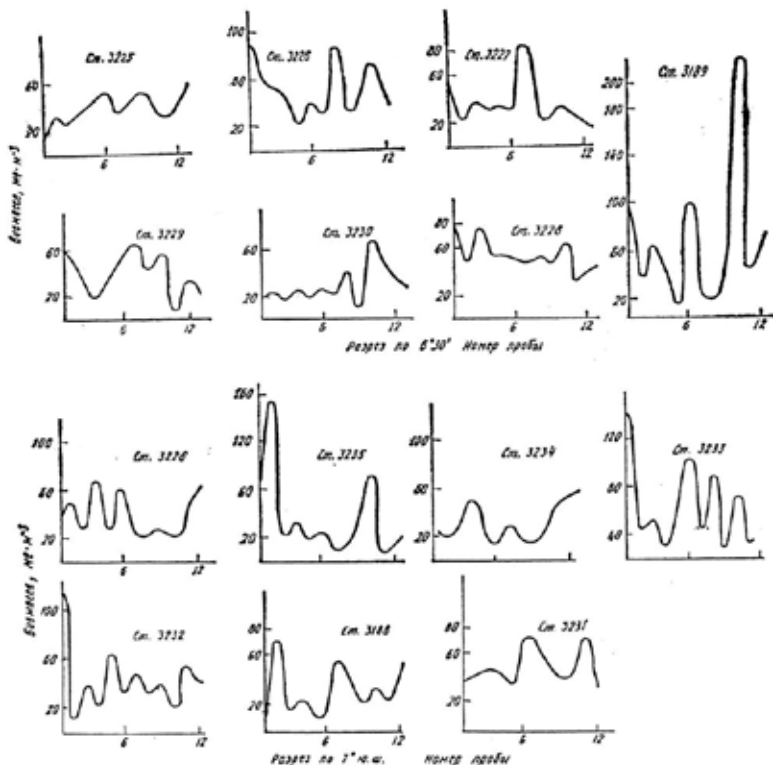


Рис. 102. Распределение биомассы зоопланктона (мг м^{-3}) на мелкомасштабных разрезах с 4 по 7° ю.ш. (временная реализация, I полигон) с шагом 0,5°

Интересно отметить, что существует корреляционная связь между количеством пятен и максимальным уровнем биомассы на мелкомасштабном разрезах. Эта закономерность прослеживается на всех трех полигонах (табл. 19). Для исследованных полигонов характерна связь уровней биомассы с вихревой активностью большого и среднего масштабов. Сопоставление величин интенсивности пятнистости и уровня биомассы показывает, что эти два параметра часто приурочены к периферии вихревых образований. Построены карты распределения этого параметра на полигонах (рис. 102). В результате выявлены зоны с наиболее ярко выраженной пятнистостью. Они, как видно, располагаются в основном на периферии циклонических вихревых образований (табл. 20). Точки максимального значения выбросов биомассы и максимальная пятнистость соответствуют станциям, взятым в ночное время. По-видимому, такие отклонения связаны с миграциями организмов из глубинных слоев. Можно оценить воздействие миграции на интенсивность пятнистости по данным суточных сборов планктонными сетями. Изучение процессов формирования интенсивности пятнистости включают в себя обследование поверхностного квазигомогенного слоя, где в ночной период концентрируются животные из глубинных слоев. Для него, как было видно ранее, характерно наибольшее значение дисперсии абсолютных значений биомассы, что свидетельствует о сильной ее изменчивости в пределах этого слоя.

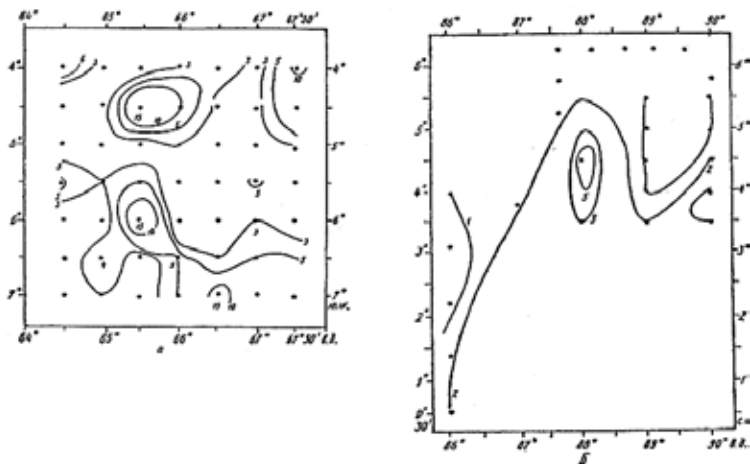


Рис. 103. Распределение интенсивности пятнистости (количество пятен на 1000 м) на I (а) и II (б) полигонах

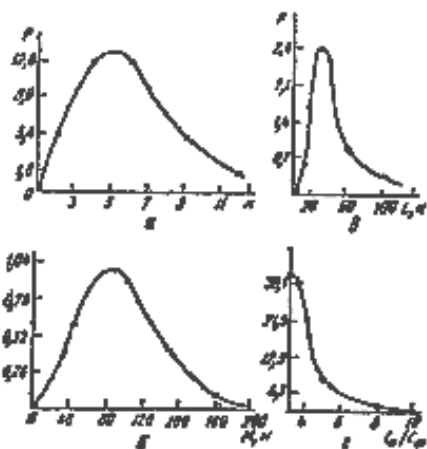


Рис. 104. Вероятностные плотности (P , %) распределения основных параметров пятнистости:

a – интенсивность пятнистости (количество пятен на 1000 м), n – число скоплений; b – расстояние между скоплениями, M – расстояние между пятнами, м; v – размеры скоплений, L – длина скоплений, м; z – соотношение биомассы в пятне (C_n) и в фоне (C_0)

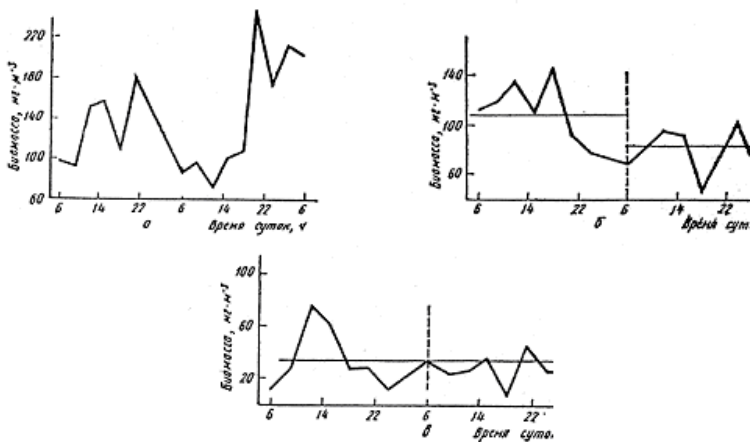


Рис. 105. Суточный ход биомассы зоопланктона, $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ (I полигон, по данным 2-суточных ловов сетями ДЖОМ):
 а – в квазиоднородном слое; б – в слое термоклина; в – в слое термоклин – 200 м

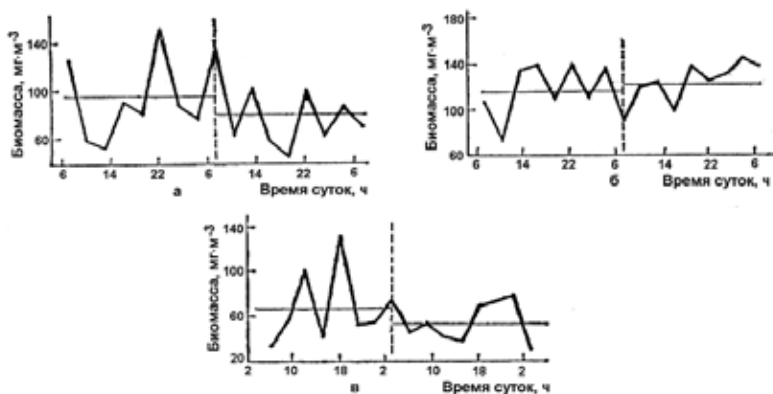


Рис. 106. Суточный ход биомассы зоопланктона, $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ (II полигон, по данным 2-суточных ловов сетями ДЖОМ):
 а – в квазиоднородном слое; б – в слое термоклина; в – в слое термоклин – 200 м

Т а б л и ц а 19. Коэффициенты корреляции между максимальным значением биомассы на каждом мелкомасштабном разрезе и количеством пятен
 ("Комплекс Поле")

Рейс	Полигон	Коэффициент корреляции
23	I	0,40
	II	0,54
26	III	0,48

Т а б л и ц а 20. Зависимость средней интенсивности пятнистости (число пятен на 1000 м) в пределах широтных разрезов I полигона от вихревой активности ("Комплекс Поле")

Широтный разрез (ю.ш.)	За пределами Вихря	В центре Вихря	На периферии Вихря
4 ⁰	3	3	2
	4	4	15
5 ⁰	2	3	3
	3	4	4
6 ⁰	1	2	5
	3	1	5
7 ⁰	3	-	10

Т а б л и ц а 21. Средние и дисперсии абсолютных значений биомассы мезозoopлaнкто-на ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) для изученных слоев в 26-м рейсе нис "Профессор Водяницкий" (сеть Джеди)

Слой	\bar{X}	σ^2
0 – 10	28,0	289,0
Верхний квазиоднородный	17,9	46,2
Термоклина	9,5	17,6
Под термоклинном до 300 м	3,1	4,8

Т а б л и ц а 22. Суточная динамика интенсивности пятнистости (число пятен на 1000 м)

Полигон	Время суток, ч	Интенсивность пятнистости		
			max	Min
I	6 - 12	4	15	1
	12 - 18	3	10	1
	18 - 22	6	15	1
	22 - 6	3	5	1
II	1 - 5	2	2	1
	5 - 16	1	2	1
	16 - 20	3	6	1
	20 - 1	1	2	1

Соотношения \bar{X} и σ^2 для исследованных слоев по сетным сборам приведены в табл. 22 на примере полигона 26-го рейса. На I полигоне активные перестройки распределения биомассы, связанные с миграцией организмов в верхние слои из более глубоких, происходили в период с 18 до 21 ч (рис. 105). Наблюдался четко выраженный максимум биомассы в верхнем квазиоднородном слое и постепенное уменьшение её в нижележащих слоях. Этот же период характеризовался наибольшей интенсивностью пятнистости, которая в нескольких точках достигала 15 пятен на 1000 м. Затем, с 22 ч, в верхнем слое и в слое термоклина началось уменьшение биомассы и, соответственно, увеличение её в слое под термоклинном. Такая картина наблюдалась до 6 ч утра. Этот период характеризовался наименьшей интенсивностью пятнистости (табл. 22). Затем, примерно с 9 до 12 ч, наблюдался рост биомассы в верхнем квазиоднородном слое и в глубинных

слоях, что, по-видимому, связано с тем, что в верхние слои возвращаются их исконные обитатели, рассеянные прессом ночных хищников, а в нижних слоях накапливаются вернувшиеся туда из верхних слоев животные-мигранты. В этот период интенсивность пятнистости в квазиоднородном слое доходила до 6 и, однажды, до 15 при высоком уровне средней биомассы. Следующий период (с 12 до 18 ч) характеризовался интенсивным спадом биомассы в квазиоднородном слое и в слое термоклина и падением интенсивности пятнистости до 1. Лишь в одной точке в период с 15 до 16 ч отмечалась интенсивность пятнистости, равная 10.

На II полигоне наблюдалась аналогичная картина, но несколько смещенная во времени, хотя наиболее сильные изменения охватывали период времени от 15 до 18 ч. В этом временном интервале происходила мощная миграция из глубинных слоев, которая вызывала общий подъем биомассы в пределах 0-200 м и особенно в квазиоднородном слое 0 м - верхняя граница термоклина. Такая картина сохранялась до 20 ч (рис. 106). В этот период отмечалась наибольшая интенсивность пятнистости, равная 6 (табл. 23). В период с 18 до 23 ч наблюдалось падение биомассы в верхних слоях и в слое под термоклином до 200 м. С 21 ч шло накопление биомассы в слое термоклина. Этот период в квазиоднородном слое характеризовался минимальной интенсивностью пятнистости, равная 1. Затем, с 23 до 2 ч происходило перераспределение биомассы в верхних слоях с ее увеличением в квазиоднородном слое, под термоклином и в слое термоклина. С 2 до 6 ч происходило обратное накопление биомассы в слое термоклина и уменьшение её в квазиоднородном слое и под термоклином. С 6 до 9 ч наблюдалось повторное повышение биомассы в квазиоднородном слое и падение во всех других слоях. Затем картина повторялась.

На полигоне, исследованном в 26-м рейсе, пятна регистрировали на 4 из 20 исследованных станций, 3 из них были взяты в пиковый период миграции.

Приведенные данные показывают, что наиболее четко тенденция к агрегированию наблюдается в пятнах в ночное время. Причиной этого, вероятно, как было отмечено, являются вертикальные миграции глубоководных видов, что резко меняет уровень биомассы и интенсивность пятнистости в верхних слоях.

Дальнейшее решение задачи - является ли миграция животных из более глубоких слоев пятнообразующим фактором - может быть отчасти доказано при анализе динамики видового состава. Как показано выше, основные изменения в пределах исследуемого слоя охватывают четыре периода суток - 18 - 22, 22-6, 6-2, 12-18 ч. Условно разделим весь видовой состав организмов зоопланктона, зарегистрированных в пределах исследуемого слоя, на мигрирующую и не мигрирующую группы.

Суммарная концентрация зоопланктона, образуемая условно выделяемой пассивной не мигрирующей группой, представлена преимущественно взрослыми организмами и младшими возрастными стадиями родов: *Calanus*, *Calocalanus*, *Clausocalanus*, *Paracalanus*, *Acartia*, *Oncaea*, *Oithona*, *Corycella*, *Corycaeus*, *Microsetella*, Larvae, *Gastropoda*. Для размерной структуры этой группы характерно доминирование численности особей длиной 0,6-0,85 мм. Суммарная концентрация зоопланктона, создаваемая условно выделяемой активной мигрирующей группой, представлена преимущественно взрослыми копеподами размером выше 2 мм - *Pleuromamma*, *Euchaeta*, *Clausocalanus*, *Undinula*, *Calanus*, а также представителями семейств Hyperidae, Euphausiidae, Sagitta. Для их размерной структуры характерно доминирование численности особей длиной 2,5 - 15 мм.

Рассмотрим суточную динамику видового состава активной и пассивной групп. Как уже упоминалось, изменения уровня биомассы зоопланктона, происходящие в пределах слоя за сутки, можно разделить на 4 -5 периодов. Соотношение пассивной группы (коренного населения) и активной группы (мигрантов) в каждый из периодов указывает на изменение видового состава из-за суточной миграции. В табл. 23 приведены соотношения основного количества видов и стадий каждой из отмеченных групп, доминирующих по численности и биомассе в пределах исследуемого слоя. На I полигоне рассмотрены три зоны полигона - северная (богатая), южная (бедная) и зона дивергенции.

Т а б л и ц а 23. Суточная динамика видового состава
в квазигоризонтальном слое на I полигоне

Район	Время суток, ч			
	6-12	12-18	18-22	22-6
	Пассивная группа (коренное население)			
Северная часть полигона	19	21	24	24
Зона дивергенции	24	19	23	23
Южная часть полигона	24	21	26	25
Среднее	22	21	24	24
	Активная группа (мигранты)			
Северная часть полигона	8	5	10	12
Зона дивергенции	7	8	15	10
Южная часть полигона	8	10	12	11
Среднее	8	8	12	11

Анализируя приведенные данные, нетрудно заметить, что сильной изменчивости видового состава в течение суток в пределах исследуемого слоя подвергается активная группа (30-50 %), в то время как видовой состав пассивной группы меняется значительно меньше - в среднем на 13%. Несмотря на различия в общем уровне биомассы зоопланктона, которая уменьшается с севера на юг, и разную динамическую активность зон полигона, можно заметить общую закономерность в соотношении числа видов активной и пассивной групп зоопланктона: в зависимости от периода суток меняется состав активной группы, а видовой состав пассивной группы относительно стабилен. Такое соотношение связано, по-видимому, с тем, что, работая в квазигоризонтальном слое, мы имеем дело с водными массами из разных зон полигона, населенных близкими видами. Хотя в целом по слою было зарегистрировано около 230 видов и стадий зоопланктонов, доминировали по биомассе и численности приведенные выше группировки. Они же и составляли основную массу выделяемых нами пятен.

9.4. СВЯЗЬ ХАРАКТЕРА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА И ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Попытаемся связать изменчивость поля биомассы зоопланктона на трех уровнях масштабов - макро-, мезо- и микроуровне и показатель интенсивности мелкомасштабной пятнистости. Нами показано, что интенсивность мелкомасштабной пятнистости связана с флуктуациями биомассы зоопланктона. Изложенные результаты приводят к выводу о том, что крупномасштабная изменчивость поля биомассы на полигоне в основном выражается в разделении его на две крупные зоны. Показано, что влияние крупномасштабной изменчивости на распределение биомассы в пределах каждой зоны значительно меньше, чем по полигону в целом. Аналогичную закономерность мы прослеживаем, сравнивая распределение показателя интенсивности пятнистости (табл. 18) по отдельным зонам и полигону в целом. Уровень биомассы косвенно связан с динамическими активными процессами в рамках полигона. Так, повышенный уровень биомассы в северной зоне связан с влиянием расположенного там крупного циклонического вихря. В этой же области мы наблюдали точки с высокой интенсивностью пятнистости (рис. 102), но эти точки мы наблюдаем в большей мере и на других участках полигона. Интересно отметить, что области максимальной интенсивности пятнистости лежат в зонах мезомасштабной вихревой активности (табл. 20). В этих же зонах наиболее сильно проявляется мезомасштабная изменчивость поля биомассы масштабом 35 - 40 миль. Неоднородности указанных масштабов возникают, по-видимому, под действием адвективного переноса и мезомасштабного вихревого перемешивания (Okubo, 1980).

Анализируя рис. 102 и табл. 20, можно прийти к выводу, что интенсивность пятнистости очень велика в зонах действия мезомасштабных вихрей, причем нам не удалось

достоверно разделить различные части этих вихрей (центр, периферию) по этому показателю, хотя точки максимальных значений лежат на периферии циклонических вихрей. Этот факт указывает на некую долю случайности во взаимосвязи процессов, происходящих при формировании мезомасштабного поля биомассы зоопланктона и мелкомасштабных пятнистых структур. Он также указывает на наличие явлений, происходящих и фиксируемых на более низком уровне, чем мезомасштабная сетка станций. Обработка данных локальных разрезов показала, что в рамках полигона наиболее сильно мелкомасштабная изменчивость поля биомассы зоопланктона. На большинстве станций полигонов мелкомасштабное распределение биомассы имеет пятнистый характер, мелкомасштабные скопления являются типичными, часто встречающимися (в среднем 4,2 раза на 1000 м).

На рис. 104 приведены эмпирические плотности распределения масштабов пятен и расстояния между ними. Такие данные характерны лишь для мелкомасштабных неоднородностей. При наблюдениях с дискретностью 1 км и выше распределение масштабов неоднородностей обычно близко к экспоненциальному и не имеет моды (Пионтковский и др., 1985). Если рассматривать спектр возможных масштабов неоднородностей в целом, то можно предположить, что крупно- и мезомасштабные неоднородности сосредоточены в локализованных диапазонах масштабов, определяемых основными динамическими процессами. В итоге пространственная структура планктонного поля представляется в виде совокупности неоднородностей различных масштабов. Крупномасштабные неоднородности (десятки - сотни миль) обусловлены влиянием проходящих в районе исследований океанических течений и образованных при их взаимодействии крупномасштабных вихрей. Мезомасштабные неоднородности (30-60 миль) возникают под действием адвективно-диффузионных процессов на полигоне. В области же малых масштабов (до километра), вероятно, существует широкий размытый спектр неоднородностей различного происхождения, нуждающихся в дальнейших специальных исследованиях. Условно показатель количества пятен на 1000 м пространства имеет отрицательную связь с масштабом исследований. Это указывает на тот факт, что мелкомасштабные неоднородности в большей мере связаны с мелкомасштабной динамической структурой верхнего квазигомогенного слоя вод.

Среди возможных основных механизмов возникновения мелкомасштабных скоплений наиболее вероятным нам представляется формирование их в зонах локальных конвергенций течений. Как показывают данные наблюдений, мелкомасштабные дивергенции и конвергенции различного происхождения, являющиеся обычным элементом динамики верхнего квазигомогенного слоя вод (Монин, Красницкий, 1985). Хорошо известен и механизм формирования скоплений в зонах конвергенции (Пионтковский и др., 1985, Stavn, 1972). Р. Ставн указывал, что своим передвижением на большие расстояния, концентрацией в одних зонах и удалением из других планктон обязан массовым перемещениям воды (Stavn, 1972). Приведенный выше материал, описывающий влияние суточного хода биомассы планктона на формирование мелкомасштабной пятнистости, приводит к необходимости рассматривать этот процесс как сочетание непрерывно действующих динамических и дискретно-эволюционных процессов. Ю. А. Домбровский и др. (Домбровский, Маркман, 1983) показали, что наблюдаемых параметров среды недостаточно для объяснения изменчивости и разнообразия пространственно-временных структур планктонных систем.

Локомоция особей и эволютические взаимодействия, приводящие к перераспределению планктона в пространстве, подчиняются законам морской турбулентности данного масштаба (Пионтковский и др., 1985) и могут в значительной степени влиять на формирование пятнистых структур. А. Окубо (Okubo, 1980) высказал предположение, что зоопланктон имеет специальный механизм агрегирования. С действием этого механизма мы столкнулись, исследуя суточный ход биомассы зоопланктона в пределах исследуемого слоя. Интерпретация описанных явлений должна опираться на гипотезу о природе механизмов, способствующих возникновению пространственной неоднородности распределения особей. Если принимать гипотезу о регуляции на основе эволюционных

взаимодействий, то одним из вариантов может быть изменение пространственной структуры распределения планктона под воздействием преимущественно биотических факторов (перераспределение как результат взаимодействия видов, живущих в поверхностных слоях, мигрирующих видов и хищников более высоких порядков). Это справедливо для видов и размерных групп, средняя численность которых в пределах исследуемого слоя в дневное и ночное время существенно не изменяется. Наличие четкой корреляционной связи между максимальной биомассой на мелкомасштабных разрезах и интенсивностью пятнистости распределения приводит к предположению о том, что поле распределения поверхностного зоопланктона формируют активные, этологически обусловленные перемещения особей. Как указывалось выше, это свойство выявлено с применением приборных комплексов для лова планктона различного принципа действия и точности измерений.

Было установлено, что под действием мигрантов из более глубоких слоев происходит перераспределение копепод - обитателей квазиоднородного слоя. Нами установлена достоверная связь интенсивности пятнистости в квазиоднородном слое и пиков миграции из более глубоких горизонтов в различных частях исследуемых полигонов. М. Фашам и др. (Fasham et al., 1974) указывали на факты образования пятен под влиянием конкуренции или хищничества. Р. Ставн (Stavn, 1972) в свою очередь считает, что избирательное выедание влияет на поведение жертв. Образование пятен при перемещении звукорассеивающих слоёв к поверхности регистрировалось нами визуально в 23-м рейсе нис "Профессор Водяницкий" с помощью эхолота "Симрад": на ст. 3243 наблюдался ход ЗРС в пиковые периоды вертикальных миграций. На частотах 80-120 кГц нами регистрировался плотный приповерхностный слой (по-видимому, зоопланктон) и движущийся к поверхности ЗРС. В момент сближения этих слоев мы регистрировали образование агрегаций размерами до 100 м. Установить конкретную причину образования этих агрегаций не удалось из-за технических трудностей. Совершенно очевидно, что горизонтальная и вертикальная составляющие пространственной структуры поля зоопланктона находятся в постоянном взаимодействии. При этом изменение неоднородности вертикального распределения концентрации зоопланктона во времени влияет на величины его концентрации по горизонтальной составляющей (следовательно, на концентрации в пробах из фиксированного слоя). Измерения вертикальной составляющей распределения при постоянном горизонтальном распределении должны значительно "перекрывать" горизонтальные. Описанное явление - лишь один из факторов формирования изменчивости поля концентрации зоопланктона. Обобщая вышеприведенный материал, мы приходим к выводу о наличии механизма активного формирования пятнистых структур под действием прессы мигрантов.

Анализ суточной динамики видового состава (см. выше) пятнистых структур показал, что сами агрегации близки по видовой принадлежности и образованы в основном копеподами, населяющими верхний квазиоднородный слой. Это - выделенная нами пассивная группа. На протяжении суток видовой состав пятен этой группы меняется слабо (до 15 %), что позволяет исключить возможность образования агрегаций добавлением большого количества мигрантов и уже имеющихся в пределах слоя особей. Этот факт, в свою очередь, хорошо иллюстрирует возможность формирования агрегаций перегруппировкой в пределах слоя.

Поскольку неоднородность планктона - необходимый элемент стабильности системы (Зеликман, 1977), преимущество стайного поведения должно было повлечь за собой эволюционную оптимизацию коллективных реакций. Такие коллективные реакции полезны прежде всего массовым животным, подверженным выеданию. Конкретная цель достигается мозаичностью распределения жертвы и быстротой перестроек в стае, утомляющей хищника, что, вероятно, сильно затрудняет поиск добычи (Зеликман, 1977).

Таким образом, можно назвать суточную миграцию одним из факторов пятнообразования в пределах изученного квазиоднородного слоя. Пресс хищников в период активной суточной миграции побуждает к перегруппировке населения квазиоднородного слоя в качестве защитной реакции.

9.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственная структура планктонного поля представляется в виде совокупности неоднородностей различных масштабов. Уровень биомассы планктона косвенно связан с динамически активными процессами в рамках полигонов. Наиболее сильно эта связь прослеживается в зонах вихревой активности различного масштаба.

В рамках полигонов наиболее сильна мелкомасштабная изменчивость биомассы. На большинстве станций полигонов (кроме 26-го рейса) распределение имеет пятнистый характер, мелкомасштабные скопления являются типичными и часто встречающимися.

Интенсивность мелкомасштабной пятнистости связана с флуктуацией биомассы зоопланктона и велика в зонах действия мезомасштабных вихрей. Показатели интенсивности пятнистости имеют отрицательную связь с масштабом исследований и в большей мере связаны с мелкомасштабной динамической структурой верхнего квазиоднородного слоя вод.

Суточная миграция планктона влияет на процессы пятнообразования в квазиоднородном слое.

Существует механизм активного формирования пятнистых структур из особей, населяющих верхний квазиоднородный слой.

ВИДОВОЙ СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРОЗООПЛАНКТОНА И ОЦЕНКА СКОРОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ КОПЕПОД В СВЯЗИ С ДИНАМИКОЙ ВОД

10.1. ВВЕДЕНИЕ

Морской микрозоопланктон до сих пор остается малоизученной группой. В известной степени обобщены количественные данные, полученные в бассейнах двух океанов – Тихого и Атлантического (Заика, 1986). Установлено, что доля микрозоопланктона в общей биомассе консументов довольно велика (до 30-50% сетного зоопланктона). Это заставило пересмотреть общее представление об эффективности утилизации первичной продукции. Но если по составу и распределению численности и биомассы имеются довольно обширные материалы, то совершенно отсутствуют сведения о скорости функциональных процессов в этом звене планктона.

В открытых водах Мирового океана наиболее массовыми представителями микрозоопланктона являются Protozoa (классы Sarcodina и Infusoria), из Metazoa – отряд Copepoda. Как правило, личиночные стадии веслоногих ракообразных составляют основу численности суммарного микрозоопланктона и вносят существенный вклад в его биомассу. До сих пор идентификация науплиальных стадий Copepoda была крайне затруднительна, но появление в последнее время определителя и атласа рисунков массовых видов Copepoda облегчило выполнение задачи (Сажина, 1985). Выполненные в Институте биологии южных морей АН Украины экспериментальные исследования дали возможность определить в планктоне яйца этих организмов и в какой-то мере осветили вопросы развития копепод (Сажина, 1987; Sazhina, 2006).

Изучение количественного распределения микрозоопланктона в Индийском океане начато сравнительно недавно. В работах (Павловская, 1985, Островская, 1986) даны количественные характеристики размерного состава таксономических и возрастных групп и пространственное распределение в связи с гидрологическими или динамическими характеристиками водных масс.

Приэкваториальные воды Индийского океана, явившиеся районом данных исследований, отличаются наличием фронтальных зон, возникающих в результате взаимодействия разнонаправленных струйных потоков. Активная динамика водных масс влияет на уровень развития биологической продуктивности. Поэтому в наши задачи входило определение таксономического состава, особенностей вертикального и горизонтального распределения, получение статистических оценок изменчивости в зависимости от динамики вод в Южной и Северной Экваториальных Дивергенциях. Кроме того, предстояло через установление количественного распределения яиц и малоподвижных науплиальных стадий Copepoda по акватории исследований попытаться выяснить скорость размножения этих гидробионтов.

Пробы отбирали 30-литровым пластиковым батометром с семи – десяти горизонтов в слое 0-200 м, затем 2-4 л отобранной воды сгущали до 5-7 мл на нейлоновом сите с отверстиями 10-12 мкм по ранее описанной методике (Заика, 1986).

Подавляющее большинство проб (88%) было зафиксировано для последующей обработки в береговых условиях. Поэтому из протозойного микропланктона учитывали и идентифицировали только животных, обладающих жесткими скелетными структурами, которые не разрушаются при фиксации формалином – радиолярий, фораминифер, тинтинид. Метазойный микропланктон был представлен в пробах преимущественно науплиальными и копеподитными стадиями веслоногих ракообразных. Представители других таксономических групп – остракоды, аппендикулярии, личиночные стадии различных бентосных организмов и т. д. – встречались в очень незначительных количествах. Животные крупнее 500 мкм учитывались отдельно.

10.2. ВИДОВОЙ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ МИКРОЗООПЛАНКТОНА

В пробах микрозоопланктона по численности доминировали мелкие ракообразные – науплиальные и копепоидные стадии веслоногих рачков размером менее 500 мкм. На I полигоне они составляли в слое 0–200 м 88 % общей численности организмов, на II полигоне – 76 %.

Среди простейших доминирующей группой являлись Sarcodina, составлявшие на I полигоне 82 % и на II полигоне 71 % численности одноклеточных организмов. Из них планктонные фораминиферы встречались довольно редко и были представлены в основном родом *Globigerina*. Самыми массовыми организмами протозойного планктона были радиолярии. Характерная черта их морфологии в исследованном районе – очень незначительное количество сферических форм. Преобладали радиолярии отряда Nassellaria, относящиеся к сем. Clathromitridae, Plagiacanthidae, Sethophormidae, Stichocapridae, Artostrobiidae, Pterocoryidae, Sethoperidae, Botryocytidae, Triospyridae, Acanthodesmiidae, Stephaniidae. На I полигоне Nassellaria составляли 41 % радиолярий, на II полигоне – 50 %. Среди представителей других отрядов радиолярий также обычными были организмы, форма которых отличалась от сферической. Так, из Acantharia часто встречались представители сем. Amphiliithidae. Spumellaria были представлены родами *Euchitonia*, *Dictiastrum*, *Stylospongia*, *Spongurus*, *Tetrapyle*. Среди Phoeodaria обращали на себя внимание *Conchidium*, *Challengeron*, *Coelodendrum*, *Medusetta*, *Protocystis*. Следует отметить, что указанные феодарии чаще всего встречались в южной части I полигона.

Поскольку, как указано выше, обрабатывались преимущественно фиксированные пробы, из пелагических инфузорий в них можно было обнаружить лишь представителей подотряда Tintinnoinea. На I полигоне они составляли 15 % численности простейших, на II полигоне – 27 %.

Т а б л и ц а 24. Видовой состав Tintinnoinea

Таксон	I полигон	II полигон
Codonellidae		
<i>Tintinnopsis beroidea</i> (Stein)	–	+
<i>T. radix</i> (Imhof)	–	+
<i>T. cylindrical</i> Daday	–	+
<i>T. meuneri</i> Kof. et Camp.	–	+
<i>Codonella galea</i> (Haeck).	+	+
<i>C. perforata</i> Entz Sr.	–	+
<i>C. amphorella</i> Bied.	–	+
<i>Codonaria cistellula</i> (Fol)	+	+
<i>C. mucronata</i> (Kof. et Camp.)	+	–
Codonellopsidae		
<i>Codonellopsis orthoceros</i> (Haeck.)	+	+
<i>C. longa</i> Kof. et Camp.	–	+
<i>Condonelloides morcella</i> (Cleve)	–	+
Cyrtarocylidae		
<i>Cyrtarocylis euceriphalus</i> (Haeck.)	+	–
Ptychocylidae		
<i>Favella fistulicauda</i> Jörg.	+	–
Epiplocylidae		
<i>Epiplocylis undella</i> (Ost. et Sch.)	+	+
<i>E. blanda</i> (Daday)	+	+

<i>E. constricta</i> Kof. et Camp.	—	+
Petalotrichidae		
<i>Petalotricha ampula</i> (Fol)	—	+
Rhabdonellidae		
<i>Rhabdonella spiralis</i> (Fol)	+	+
<i>R. amor</i> (Cleve)	+	+
<i>R. elegans</i> Jörg.	—	+
<i>Rhabdonellopsis apophysata</i> (Cleve)	+	—
Xystonellidae		
<i>Parundella messinensis</i> (Brandt)	+	—
<i>P. aculeata</i> Jörg.	+	+
<i>Xystonella longicauda</i> (Brandt)	—	+
<i>X. lohmanni</i> (Brandt)	+	+
<i>X. treforti</i> (Daday)	+	+
<i>Xystonellopsis scyphium</i> Jörg.	—	+
<i>X. cymatica</i> Brandt	—	+
Undellidae		
<i>Proplectella clapedi</i> (Entz Sr.)	—	+
<i>P. subcaudata</i> (Jörg.)	+	+
<i>P. fastigata</i> (Jörg.)	+	+
<i>P. globosa</i> (Brandt)	+	—
<i>P. angustior</i> Jörg.	—	+
Dictyocystidae		
<i>Dictyocysta lepida</i> Ehrenberg	+	+
<i>D. minor</i> Brandt	—	+
Tintinnidae		
<i>Tintinnus bursa</i> Cleve	—	+
<i>Steenstrupiella steenstrupi</i> (Clap. et	—	+
Lachm.)		
<i>Amphorellopsis tetragona</i> (Jörg.)	—	+
<i>Dadayiella ganymedes</i> (Entz Sr.)	—	+
<i>Ormosella trachelium</i> (Jörg.)	+	—
<i>Eutintinnus lusus-undae</i> Entz Sr.	+	+
<i>E. frankoi</i> Daday	+	+
<i>E. macilentus</i> (Jörg.)	+	+
<i>Salpingella acuminata</i> (Clap. et Lachm.)	+	+

Всего в исследованном районе было идентифицировано 45 видов tintinninid, из них на I полигоне – 24 вида, на II полигоне – 38 видов. Таксономический состав tintinninoid на полигонах приведен в табл. 25. На I полигоне tintinninoid были обнаружены на 40 из 42 выполненных станций, на II полигоне они присутствовали на всех станциях без исключения. Наиболее богатым видовым составом на I полигоне отличались ст. 3219 и 3230, где было отмечено по 6 видов tintinninoid. На II полигоне на ст. 3254 было обнаружено 13 видов, а на ст. 3253, 3258 и 3260 – по 11-12 видов tintinninid. Данные о встречаемости 10 наиболее массовых родов Tintinnoina на полигонах представлены в табл. 26.

Суммарная численность простейших в слое 0-200 м на II полигоне была втрое выше, чем на I. Различия в численности мелких ракообразных были не столь значительны – на II полигоне их было больше на 27 %. Однако размерная структура этого таксоцена отличалась поразительным постоянством.

Науплиусы размером 50-150 мкм составляли 60 % на I полигоне, на II полигоне – 59 %; размерная группа 150-250 мкм – по 21 % на обоих полигонах; крупнее 250 мкм – по 2 %; мельче 500 мкм – 17 % на первом полигоне и 18 % - на II полигоне.

Таблица 25. Встречаемость (в % общего числа станций на полигоне) массовых родов *Tintinnoinea*

Р о д	I полигон	II полигон
<i>Eutintinnus</i>	48	74
<i>Xystonella</i>	38	53
<i>Rhabdonella</i>	29	79
<i>Epiplocylis</i>	21	89
<i>Codonella</i>	19	47
<i>Codonellopsis</i>	19	26
<i>Codonelloides</i>	-	47
<i>Salpingella</i>	14	47
<i>Proplectella</i>	10	47
<i>Dictyocysta</i>	2	42

Видовой состав младшей размерной группы науплиусов был представлен родами *Undinula*, *Clausocalanus*, *Labidocera*, *Temora*, *Acartia*, *Scolecithrix*, *Pleuromamma*, *Euchaeta*, *Oithona*, *Oncaea*, *Macrosetella*. Видовой состав следующей размерной группы ограничивался родами *Undinula*, *Labidocera*, крупными видами родов *Pleuromamma*, *Euchaeta*. Группу самых крупных науплиусов составляли старшие науплиусы (V-VI стадии) немногочисленных представителей *Calanus*, *Pleuromamma*, *Euchaeta*.

Вертикальное распределение численности микрозоопланктона было практически одинаковым и характеризовалось на большинстве станций повышением численности организмов в слое термоклина или (реже) поблизости от него (табл. 24), при этом распределение мелких ракообразных, как правило, довольно точно соответствовало вертикальной стратификации вод, тогда как горизонты с повышенной численностью простейших зачастую располагались выше или глубже термоклина.

Средние величины и статистические оценки изменчивости численности основных таксономических и размерных групп микрозоопланктона приведены в табл. 26. Хорошо заметно, что II полигон, отличавшийся более высокой динамической активностью вод, в целом характеризовался и более высокими величинами численности суммарного микрозоопланктона, причем основные различия в численности на обоих полигонах наблюдались в квазиоднородном слое и в слое термоклина. Повышенная активность гидрологических процессов отражалась в большей мере на численности простейших, прежде всего тинтинной, количество которых по сравнению с I полигоном было здесь выше почти на порядок.

Изменчивость численности организмов описывалась коэффициентом вариации ($cv=\sigma/X$), характер неравномерности в распределении – коэффициентом дисперсии ($cd=\sigma^2/X$). Известно, что при $cd\approx 1$ распределение является близким к случайному пуассоновскому, при $cd>1$ оно приближается к агрегированному, а при $cd<1$ – к равномерному распределению (Грейг-Смит, 1967).

Величины показывают, что на I полигоне преобладающим являлось равномерное распределение организмов и лишь у мелких науплиусов в верхних слоях воды распределение приближалось к случайному пуассоновскому. На II полигоне глубже термоклина распределение всех групп микрозоопланктона было равномерным и не отличалось от такового на I полигоне. Однако в квазиоднородном слое и в слое термоклина для большинства групп характерными были колебания типа распределения от случайного до агрегированного.

Причинные связи распределения численности микрозоопланктонных организмов с динамикой вод на I и II полигонах, по всей видимости, различны. На I полигоне относительно низкие скорости подъема вод, вероятно, не создают предпосылок для существенного увеличения численности микрозоопланктона, как протозойного, так и

Т а б л и ц а 26. Средние величины и статистические оценки изменчивости численности (N , тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-3}$) различных таксономических и размерных групп микрозоопланктона на полигонах в слое 0-200 м

Таксономические и размерные группы	Квазиоднородный слой			Слой термоклина			Глубже термоклина		
	$N\pm s$	cv	cd	$N\pm s$	cv	cd	$N\pm s$	cv	cd
I полигон									
Tintinninea	0,29 \pm 0,55	105	0,320	0,21 \pm 0,03	100	0,21	0,15 \pm 0,02	113	0,19
Radiolaria	1,03 \pm 0,11	70	0,50	1,36 \pm 0,11	54	0,39	0,97 \pm 0,12	77	0,58
Nauplii	5,73 \pm 0,38	43	1,06	11,69 \pm 0,49	27	0,88	4,20 \pm 0,21	33	0,44
50-150 мкм	2,90 \pm 0,17	39	0,45	3,66 \pm 0,25	45	0,74	1,27 \pm 0,08	41	0,21
150-250 мкм	0,33 \pm 0,04	79	0,21	0,42 \pm 0,05	81	0,28	0,14 \pm 0,03	119	0,21
>250 мкм	1,84 \pm 0,15	52	0,49	2,43 \pm 0,12	31	0,24	1,33 \pm 0,08	38	0,19
Copepodites									
II полигон									
Tintinninea	1,23 \pm 0,37	124	1,89	1,65 \pm 0,51	127	2,65	0,69 \pm 0,13	81	0,45
Radiolaria	2,33 \pm 0,19	34	0,28	3,14 \pm 0,44	58	1,05	2,58 \pm 0,28	44	0,50
Nauplii	8,71 \pm 0,92	44	1,67	13,94 \pm 1,25	37	1,91	4,15 \pm 0,31	31	0,39
50-150 мкм	3,93 \pm 0,46	49	0,93	3,73 \pm 0,51	56	1,18	1,89 \pm 0,25	54	0,54
150-250 мкм	0,43 \pm 0,10	95	0,39	0,32 \pm 0,06	82	0,22	0,09 \pm 0,04	169	0,25
>250 мкм	2,35 \pm 0,37	64	0,97	3,21 \pm 0,21	27	0,23	1,81 \pm 0,17	39	0,28
Copepodites									

метазойного. Об этом свидетельствует преобладание здесь равномерного типа распределения организмов. На II полигоне вертикальные скорости достаточно велики, чтобы вызвать интенсивное размножение микрозоопланктона, в первую очередь протозойного. Это подтверждается как высокой его численностью, так и преобладанием агрегированного типа распределения.

Что касается более тонкого соответствия распределения организмов особенностям динамики вод в исследованных районах, то можно отметить лишь некоторые слабо выраженные тенденции. Так, участки с повышенной численностью простейших чаще располагались в зонах подъёма вод, тогда как мелкие ракообразные, напротив, тяготели к зонам опускания. Дальнейший анализ распределения биомассы и динамики района исследований поможет детализировать эту связь.

10.3. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРОЗООПЛАНКТОНА

I полигон находился в районе взаимодействия Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения и характеризовался сложной динамикой вод. На севере полигона действовал обширный циклональный круговорот, южную периферию которого занимал полигон. Кроме того, на акватории полигона было отмечено несколько локальных образований циклонального и антициклонального направлений, вызывающих подъём (по 6° ю. ш.) или опускание (по 5° ю. ш.) вод. Такая сложная динамика вод не могла не отразиться на распределении микрозоопланктона.

Распределение биомассы суммарного микрозоопланктона в 200-метровой толще довольно равномерно (рис. 107, а). При средней биомассе $10,2 \pm 2,5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ колебания составляли от 5,1 до $16,2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Значения более $10 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ совпадали с районами действия циклональных, менее $10 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ – антициклональных круговоротов. Максимальное значение биомассы ($15,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) наблюдалось в зоне взаимодействия двух циклональных круговоротов (ст. 3222). В пределах всей толщи распределение организмов характеризовалось повышением в слое термоклина или вблизи от него, поэтому дальнейший анализ распределения проводили по слоям – квазиоднородному, слою термоклина и ниже слоя термоклина до глубины 200 м.

Толщина квазиоднородного слоя колебалась от 30 до 60 м, расширяясь в конвергентных и сужаясь в дивергентных зонах. Биомасса суммарного микрозоопланктона колебалась от 6,12 до $24,43 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, составляя в среднем $12,94 \pm 1,78 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Максимальные биомассы находились, как и в квазиоднородном слое, в зоне дивергенции (ст. 3222), на периферии восточного циклонального круговорота (ст. 3190) и на северо-востоке полигона, на стыке противоположных циркуляций (ст. 3193). Минимальные величины отмечены на севере полигона в центре циклонического круговорота ($6,12 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, ст. 3198).

В слое термоклина средние показатели численности и биомассы микроорганизмов были несколько выше, чем в верхнем квазиоднородном слое (табл. 28). В распределении биомассы выделяются три области, где значения превышают $15 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$: северо-восточная, западно-центральная и юго-восточная, особенно большие значения – в зоне стыка разнонаправленных циркуляций (ст. 3210 – $25,99 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$).

Под слоем термоклина до глубины 200 м биомасса суммарного планктона значительно варьирует. Средние значения по полигону в 2 раза ниже, чем в предыдущем слое (табл. 28). Максимальные величины находятся в центре полигона (в районе дивергенции) и на севере (в зоне циклонического вихря) (рис. 107, б).

В слое 0–200 м I полигона мелкие виды копепоид и личиночные стадии разноразмерных видов составляют 88 % суммарного планктона. Поэтому было интересно проанализировать распределение отдельных групп микрозоопланктона – Protozoa и Metazoa. В квазиоднородном слое простейшие концентрировались в северной части полигона в зоне действия циклонического вихря (ст. 3195 – $2,8 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и в зоне дивергенции по 6° ю.ш. (ст. 3222 – $3,32 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, ст. 3220 – $5,5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Средняя биомасса составляла $1,23 \pm 1,1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, показатели менялись по полигону от 0,06 до $5,33$.

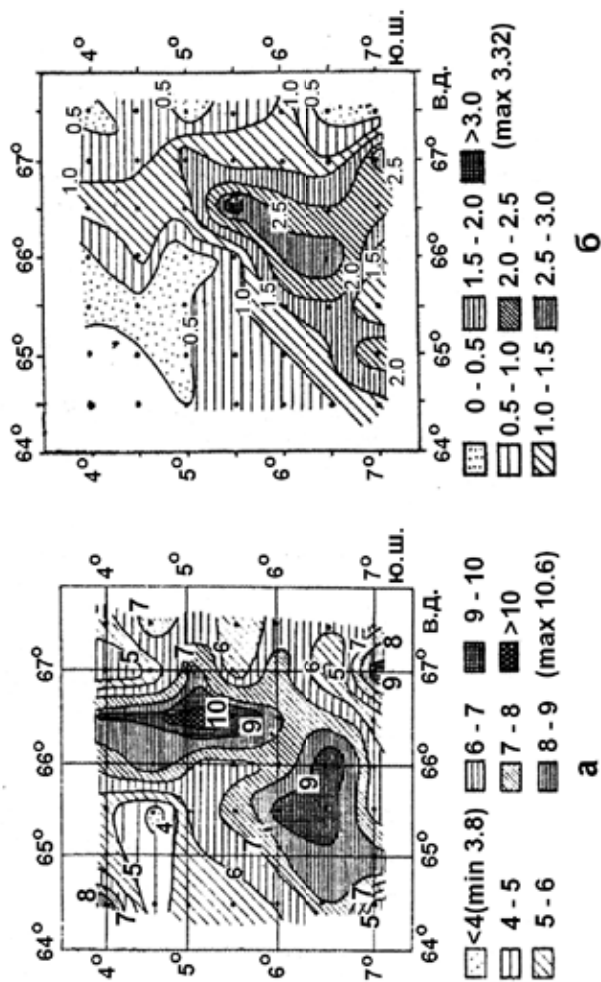


Рис. 107. Распределение биомассы суммарного микрзоопланктона, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (1 полигон, 23-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»); a – в слое 0–200 м; b – в слое под термоклином

Т а б л и ц а 27. *Распределение средней биомассы ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) суммарного микрозоопланктона и отдельных групп по слоям*

Слой, м	I полигон ($n=14$)			II полигон ($n=12$)		
	min	max	$\bar{X}\pm\sigma$	min	max	$\bar{X}\pm\sigma$
Суммарный микрозоопланктон						
0 – 200	5,22	15,62	10,18 \pm 2,56	—	—	—
0 – ВГТ	6,12	24,43	19,92 \pm 4,78	10,37	39,20	21,33 \pm 7,78
ВГТ – НГТ	7,80	25,99	15,23 \pm 4,08	13,05	36,90	21,34 \pm 6,78
НГТ – 200	3,22	13,61	7,57 \pm 2,71	—	—	—
Protozoa						
0 – ВГТ	0,06	5,33	1,23 \pm 1,11	0,64	11,60	7,32 \pm 1,16
ВГТ – НГТ	0,33	10,94	2,23 \pm 2,28	0,66	9,89	4,04 \pm 2,41
Copepoda						
0 – ВГТ	4,40	18,30	9,09 \pm 3,46	6,16	21,13	13,40 \pm 4,55
ВГТ – НГТ	6,50	21,50	11,83 \pm 3,36	7,95	21,94	13,57 \pm 3,81

В слое термоклина произошло увеличение средней биомассы в 1,8 раза по сравнению с предыдущим слоем (табл. 27). В этом слое выделяются два пятна повышенных значений биомассы (более $7 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$): на севере (ст. 3197) и на востоке (ст. 3190, 3191). На севере в зоне циклонального крупномасштабного круговорота, по гидрохимическим данным, наблюдался интенсивный подъем глубинных вод, вызвавший на глубине 55 м интенсивное образование первичной продукции (до $1107 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$), согласно данным Л. В. Кузьменко (см. гл. 7).

Второе увеличение биомассы происходило на периферии локального восточного циклонического вихря (ст. 3190, 3191), где также отмечено увеличение первичной продукции до $6,4 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. Таким образом, распределение простейших обусловлено динамическими особенностями полигона и хорошо совпадает с распределением первичной продукции.

Пространственное распределение возрастных стадий копепоид носило сходный характер. В верхнем квазигомогенном слое биомасса копепоид варьировала от $4,4$ до $18,3 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, в среднем для полигона – составляла $9,09\pm 3,46 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. Повышенные значения по сравнению с фоновыми имеются в трех районах: обширном западном с охватом центральной части, северо-восточном и южном. Эти районы в динамическом отношении характеризуются взаимодействием крупномасштабного циклонического вихря с локальным антициклоническим круговоротом или с рядом мелких вергенций разного направления. Подобное распределение сохраняется в слое термоклина. Средние показатели по полигону несколько выше, чем в предыдущем слое – ($11,83\pm 3,36 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$), как и отклонения от средней ($6,5$ – $21,5 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$). Максимальные значения биомассы личинок копепоид в западной части совпадают с распределением максимальных значений биомассы мезозоопланктона (более 200 – $250 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$), полученным по данным Т.А. Мельник (см. гл. 8).

Таким образом, пространственное распределение микрозоопланктона на I полигоне – как суммарного, так и в пределах отдельных групп – обусловлено динамикой вод. Кроме того, распределение простейших совпадает с распределением первичной продукции, а распределение копепоид – с распределением биомассы мезозоопланктона.

II полигон находился в районе Северной Экваториальной Дивергенции, образованной взаимодействием Северного Экваториального Течения западного направления

и Экваториального Противотечения. В восточной части полигона находились западная периферия и центр обширного циклонического вихря, на северо-западе – антициклонический круговорот. Дивергенция, первоначально проходящая по 3° с. ш., поднимается на север по 90° в. д.

Нижняя граница квазиоднородного слоя варьировала от 19 до 85 м. Средняя биомасса суммарного микрозоопланктона в этом слое составляла $21,3 \pm 7,8 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, что в 1,6 раза выше, чем на I полигоне. Выделяются два пятна максимальных значений: в центре полигона на западной периферии циклонического вихря (ст. 3255 – $39,2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и на южной периферии этого же вихря в зоне дивергенции (ст. 3285 – $24,47 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Толщина слоя термоклина колебалась от 19-85 до 39-105 м. Средние показатели суммарного микрозоопланктона этого слоя и предыдущего одинаковы (табл. 28). Что касается пространственного распределения, то выделяется центральная часть полигона, где концентрируются максимальные биомассы, возникшие в центре антициклонического круговорота (ст. 3253 – $36,9 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), а также в районе гидрофронта (ст. 3254 – $29,3 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и на западной периферии циклонического вихря (ст. 3255 – $27,8 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). По гидрологическим данным, в северо-западной части полигона в районе взаимодействия вод антициклонического круговорота образуется фронтальная зона с резкими температурными градиентами на глубине 50 м. Этим объясняется бурное развитие организмов микрозоопланктона в северо-западной части. Здесь же отмечено увеличение численности и биомассы фитопланктона (см. гл. 2). В этом слое на южной и северо-западной перифериях основного вихря выделяется зона максимальных значений первичной продукции ($4,5\text{--}5,9 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$).

В распределении биомассы Protozoa также выделяются северо-западная и южная части как в верхнем однородном слое, так и в слое термоклина. Средняя биомасса в квазиоднородном слое в 6 раз выше, чем на I полигоне, тогда как в слое термоклина – в 1,8 раза (табл. 28).

Пространственное распределение биомассы личиночных стадий копепоид в разных слоях различно, несмотря на одинаковые средние значения (табл. 28). Средняя биомасса в верхнем слое этого полигона в 1,5 раза выше, чем на I полигоне, а в слое термоклина одинакова с данными по I полигону. В квазиоднородном слое выделяются два максимума биомассы на западной периферии циклонического вихря (ст. 3255 – $32,55 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, 3257 – $21,13 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Значения ниже фоновых показателей соответствуют южной периферии антициклонического круговорота. В слое термоклина максимумы биомассы смещены на северо-запад (ст. 3263 – $21,94 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, ст. 3255 – $16,74 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Минимальные величины выявляются на северной (ст. 3263 – $7,95 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и на западной (ст. 3256 – $9,53 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) перифериях основного вихря.

Таким образом, анализ статистических показателей численности и пространственного распределения биомассы микрозоопланктона показал, что все значения на II полигоне выше, чем на I полигоне. Повышение величин, как правило, наблюдается на периферии циклонических образований и в районах стыка (гидрофронта) разнонаправленных круговоротов.

10.4. СУТОЧНОЕ ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРОЗООПЛАНКТОНА

Анализ распределения структурных показателей микрозоопланктона Индийского океана сделан по материалам четырех 2-суточных станций. Две из них выполнены в 1983 г. в 14-м рейсе, две – в 1987 г. в 23-м рейсе нис “Профессор Водяницкий”. Районы работ практически совпадали и сетки станций частично совмещены друг с другом. На каждой станции пробы собирали по одной и той же методике на 8-10 горизонтах от поверхности до глубин 120, 150 и 200 м с интервалом 3 ч. Всего на 17 сериях каждой станции собрано и обработано 424 пробы.

Микрозоопланктон был представлен типичными океаническими видами классов Infuzoria, Sarcodina, яйцами и возрастными стадиями мелких и крупных Copepoda и взрослыми особями мелких видов Copepoda. Немногочисленные Appendicularia, Chae-

tognata, larvae Polychaeta, veliger Mollusca, Pteropoda и Hydrarachna (водяные клещи) отдельно не рассматривались и были объединены в группу “прочие организмы”.

Распределение, обилие и соотношение различных компонентов микрозоопланктона тесно связаны с особенностями гидрологических характеристик и динамикой вод, поэтому рассмотрены отдельно в каждой из зон Южной Субэкваториальной и Северной Экваториальной Дивергенций.

Юго-западная часть. В 1983 г. район работ располагался на границе Экваториального Противотечения и Южного Пассатного Течения, несущих разные водные массы. На двухсуточной станции 1951, выполненной с 15 ч 22.01 до 15 ч 24.01.83, судно дрейфовало в юго-западном направлении от 9°53' ю. ш., 65°47' в. д. до 10°20'7" ю. ш., 64°59'5" в. д. и за двое суток пересекло воды, характерные для южной периферии циклонического вихря, затем воды дивергенции и в последние 15 ч дрейфовало в водах восточной периферии этого же вихря.

В первые сутки от поверхности до глубин 10–20 м занимал распресненный квази-однородный слой индонезийских вод. Сезонный термоклин имел толщину 70–80 м с нижней границей на глубинах 90–100 м. В конце исследований (с 18 ч 23.01) в поверхностном слое отмечены воды, распресненные атмосферными осадками, с квази-однородным слоем под ними. Сезонный термоклин оказался наиболее обостренным и поднятым на 15–20 м.

Сравнение распределения микрозоопланктона с гидрологическими особенностями показало, что в верхнем квазиоднородном слое численность и биомасса были большими, низкие величины характеризовали распресненные воды, отмеченные позднее в 18 ч 23.01 (табл. 29).

Основная масса организмов концентрировалась в слое термоклина, особенно в верхней его части, на глубинах от 20–30 до 50–60 м. Пятна высокой численности (30–50 тыс. экз.·м⁻³) и биомассы (70–90 мг·м⁻³) чаще возникали вечером и ночью (18 и 3 ч), реже – днем (12 ч) (рис. 108, а, в).

В нижележащем слое численность была малой, и наблюдались довольно высокие биомассы (21 и 9 ч), образованные крупными животными, отнесенными к прочим организмам (рис. 108).

Средняя численность в слое термоклина была в 2,2 раза выше, чем в квазиоднородном слое, и в 2,9 раза – чем в нижнем слое, а колебания величин биомассы – в 1,6 и 2,6 раза соответственно (табл. 29). Средняя численность микрозоопланктона в слое 0–100 м составила (20,3±5,9) тыс. экз.·м⁻³, а биомасса – (26,8±12,4) мг·м⁻³. В слое 0–150 м численность и биомасса были несколько ниже: 16,2 тыс. экз.·м⁻³ и 22,5 мг·м⁻³.

Суточные колебания численности в пределах 100–150-метровой толщи были незначительны, со слабыми увеличениями в 3, 12 и 0 ч. Изменение биомассы заметнее: максимальные значения отмечены в 21 ч 22.01, небольшие увеличения – днем (12 ч) и ночью (0 ч) (рис 108, б, г). Отмечена также тенденция увеличения на 2-е сутки первичной продукции и фитопланктона (см. гл. 7).

Самую представительную группу микрозоопланктона составили рачки отряда Copepoda (14,89 тыс. экз.·м⁻³, 11,02 мг·м⁻³) (табл. 29).

Численность Protozoa была небольшой (0,94 тыс. экз.·м⁻³) с довольно высокой биомассой (6,32 мг·м⁻³). Немногочисленные прочие организмы (0,34 тыс. экз.·м⁻³) образовали довольно высокую биомассу (5,12 мг·м⁻³). В основном это были мелкие Oikopleura, Sagitta и Ostracoda.

У Copepoda в планктоне преобладали науплиусы – более 40% всей численности Copepoda (табл. 29). Необходимо отметить большое количество яиц (свыше 3 тыс. экз.·м⁻³). В основном это были мелкие яйца (диаметром 0,05–0,07 мкм), образующие небольшие биомассы. Обилие их заставляет предполагать интенсивное размножение мелких видов Copepoda в период исследований.

Т а б л и ц а 28. *Распределение по слоям численности (тыс. экз. м⁻³) и биомассы (мг·м⁻³) микрозоопланктона на ст. 1951 в январе 1983 г.**

№ серии	Дата	Время, ч	0 – ВГТ	ВГТ - НГТ	НГТ – 1500 м	0 – 100 м	0 – 150 м
1	22.01	15	<u>13,9</u>	<u>23,4</u>	0	<u>22,0</u>	<u>14,7</u>
			9,2	32,2		26,9	18,0
2		18	<u>10,5</u>	<u>26,9</u>	<u>10,9</u>	<u>25,3</u>	<u>20,5</u>
			43,1	43,6	9,5	43,1	31,9
3	23.01	21	<u>8,5</u>	<u>21,9</u>	<u>11,6</u>	<u>19,9</u>	<u>17,1</u>
			42,2	15,2	57,7	31,5	40,2
4		0	<u>11,6</u>	<u>16,7</u>	<u>5,8</u>	<u>15,9</u>	<u>12,6</u>
			24,1	55,6	8,4	50,8	36,7
5		3	<u>12,1</u>	<u>35,1</u>	<u>9,8</u>	<u>32,8</u>	<u>25,2</u>
			20,6	32,2	5,6	30,1	21,9
6		6	<u>10,3</u>	<u>20,9</u>	<u>9,0</u>	<u>20,1</u>	<u>16,4</u>
			7,9	19,8	6,1	18,8	14,6
7		9	<u>12,8</u>	<u>15,3</u>	<u>6,5</u>	<u>15,1</u>	<u>12,2</u>
			13,3	16,2	30,3	13,3	19,0
8		12	<u>10,2</u>	<u>27,1</u>	<u>7,5</u>	<u>25,1</u>	<u>19,2</u>
			23,8	47,6	6,8	44,6	32,0
9		15	<u>13,8</u>	<u>14,1</u>	<u>4,9</u>	<u>14,7</u>	<u>10,5</u>
			17,1	24,7	2,1	23,8	13,7
10		18	<u>9,1</u>	<u>22,4</u>	<u>7,0</u>	<u>19,7</u>	<u>15,5</u>
			15,7	17,6	6,6	17,2	13,7
11	24.01	1	<u>7,1</u>	<u>19,5</u>	<u>3,2</u>	<u>17,9</u>	<u>12,5</u>
			10,3	11,7	1,1	11,5	8,0
12		0	<u>9,8</u>	<u>32,4</u>	<u>13,6</u>	<u>29,4</u>	<u>24,2</u>
			7,9	46,5	7,9	36,2	26,8
16		12	<u>2,7</u>	<u>16,1</u>	—	<u>14,5</u>	—
			6,3	17,8		16,4	
17		15	<u>4,5</u>	<u>12,6</u>	<u>5,8</u>	<u>11,5</u>	<u>9,7</u>
			2,1	15,3	0,5	12,9	15,6
n=14, X ± σ			<u>9,8±3,1</u>	<u>21,7±6,7</u>	<u>7,4±3,5</u>	<u>20,3±5,9</u>	<u>16,2±4,7</u>
Соотношение в слоях			17,4±12,1 2,2/1,6	28,3±14,1 2,9/2,6	11,0±15,4	26,9±12,4	22,5±9,7

* Здесь и в табл. 30, 32, 33 в числителе указана численность, в знаменателе – биомасса.

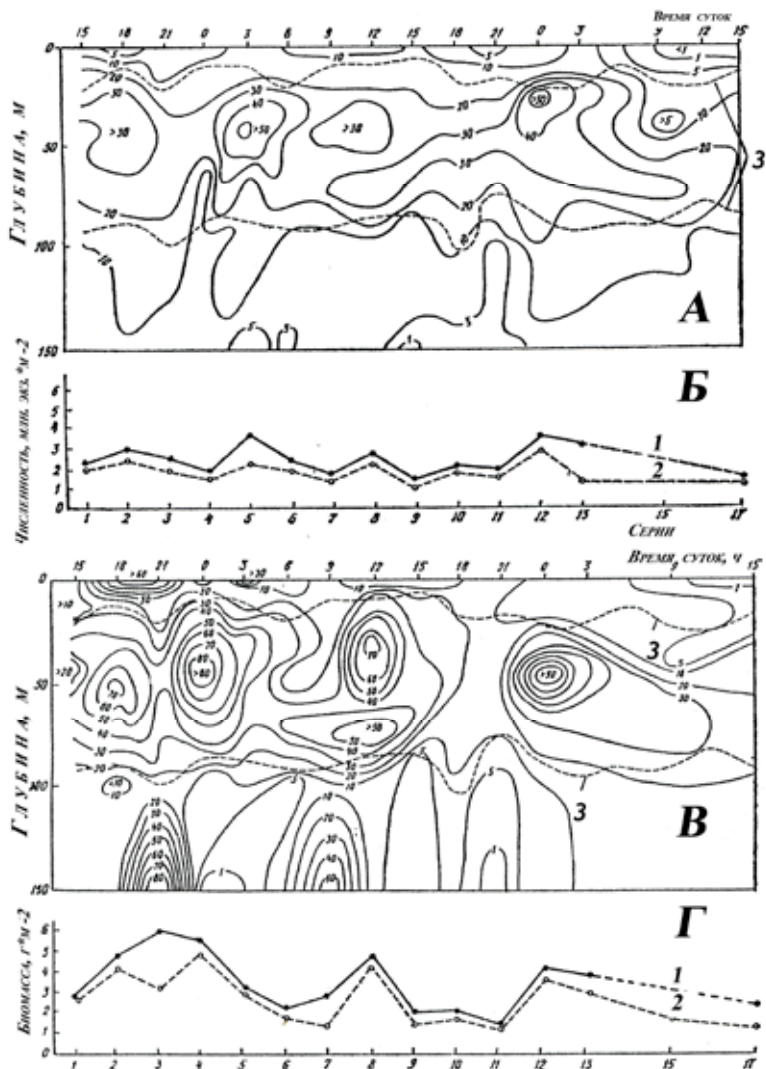


Рис. 108. Динамика численности и биомассы микрозоопланктона на двухсуточной ст. 1951 (I полигон, 14-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»):

α – вертикальное изменение численности, тыс. экз. м⁻³; δ – изменение численности в слоях, млн. экз. м⁻²; ϕ – вертикальное изменение биомассы, мг*м⁻³; ε – изменение биомассы в слоях, г*м⁻²; 1 – 0-100 м, 2 – 0-150 м, 3 – верхняя (ВГТ) и нижняя (НГТ) границы термоклина (НГТ)

Т а б л и ц а 29. Численность (тыс. экз.·м⁻³), биомасса (мг·м⁻³) и процентное соотношение возрастных и таксономических групп микрозоопланктона в исследованном слое*

Группа	Юго-западная часть		Северо-западная часть	
	1983 г.	1987 г.	1983 г.	1987 г.
Соре- рода	<u>14,89±4,40 (92,1)</u> 11,02±6,30 (49,0)	<u>16,62±7,27 (93,4)</u> 9,84±3,42 (52,6)	<u>13,30±4,62 (93,0)</u> 9,52±4,25 (38,2)	<u>24,37±12,7 (97,1)</u> 11,24±5,1 (47,2)
В том числе яйца	<u>3,85±1,84 (25,8)</u> 0,38±0,25 (3,0)	<u>3,06±2,16 (18,4)</u> 0,19±0,25 (1,8)	<u>3,38±1,16 (25,4)</u> 0,24±0,25 (2,6)	<u>4,81±3,10 (19,6)</u> 0,26±0,10 (2,4)
науплии	<u>6,17±1,15 (41,4)</u> 2,90±1,11 (26,4)	<u>10,65±4,82 (64,1)</u> 2,87±1,68 (29,3)	<u>7,38±1,96 (55,5)</u> 2,45±1,06 (25,7)	<u>16,17±5,20 (65,5)</u> 2,47±1,09 (21,9)
копепо- диты	<u>4,87±0,89 (32,8)</u> 7,79±2,75 (70,6)	<u>2,91±1,35 (17,5)</u> 6,78±2,64 (68,0)	<u>2,54±1,26 (19,1)</u> 6,83±3,04 (70,7)	<u>3,39±1,30 (14,9)</u> 8,51±3,81 (75,2)
Protozoa	<u>0,94±0,59 (5,8)</u> 6,32±2,43 (28,1)	<u>0,72±0,61 (4,0)</u> 4,70±2,45 (25,1)	<u>0,72±0,45 (5,1)</u> 7,82±3,45 (41,4)	<u>0,35±0,43 (1,4)</u> 4,45±2,70 (18,7)
Прочие организ- мы	<u>0,34±0,26 (2,1)</u> 5,12±6,72 (22,9)	<u>0,46±2,29 (2,6)</u> 4,16±2,98 (22,3)	<u>0,28±0,43 (2,0)</u> 7,56±1,50 (30,4)	<u>0,38±0,32 (1,5)</u> 8,19±2,0 (34,1)
Всего	<u>16,20±4,70 (100)</u> 22,5±9,71	<u>17,80±6,30 (100)</u> 18,70±8,40	<u>14,30±3,00 (100)</u> 24,9±11,20	<u>25,10±6,50 (100)</u> 23,8±13,40

* Здесь и в табл. 31 юго-запад: 1983 г. – от 0 до 150 м, 1987 г. – от 0 до 200 м; северо-восток: 1983 г. – от 0 до 120 м, 1987 г. – от 0 до 200 м.

В числителе – численность, в знаменателе – биомасса, в скобках – процентное соотношение групп.

Факт активного размножения подтверждает суточный ритм численности и биомассы яиц (рис. 109, *А, а, Б, а*). В течение суток в квазиоднородном слое отмечено три максимума численности (3, 9 и 15 ч), в термоклине – два (3 и 5 ч), в нижнем слое – один (3 ч). Распределение биомассы образует сходную картину, только в нижнем слое ясно просматриваются два пика – в 3 и 18 ч. Малые значения биомассы в верхнем слое подтверждают мнение о наличии в планктоне мелких яиц. В двух следующих слоях большие значения биомассы обусловлены, видимо, более крупными яйцами.

Обилие науплиусов в планктоне (>6 тыс. экз.·м⁻³) также указывает на интенсивное размножение Сорепода. В верхнем слое максимумы численности и биомассы появляются через 6 ч (рис. 109, *А, б, Б, б*). Такая же закономерность прослеживается в слое температурного скачка и нижележащем слое, но максимумы верхнего слоя по отношению к двум нижним находятся в противофазном положении.

Немногочисленные копепоидные стадии (>4 тыс. экз.·м⁻³) образуют основную биомассу (70%) Сорепода с максимумами в 3, 9 и 18 ч (рис. 109, *А, в, Б, в*). В сумме все Сорепода на протяжении суток создают по три максимума численности и биомассы в каждом слое: в квазиоднородном – в 0, 9 и 15–18 ч, в последующих двух – в 3, 12 и 18 ч (рис. 109, *А, г, Б, г*).

Кривая численности Protozoa имеет три максимума в слое термоклина: в 3, 12 и 18 ч; увеличение биомассы прослеживается через каждые 6 ч (рис. 109, *А, д, Б, д*). Немногие “прочие организмы” образуют увеличение биомассы, не совпадающее по времени в различных слоях: в поверхностном слое один максимум возникает в 15 ч, в

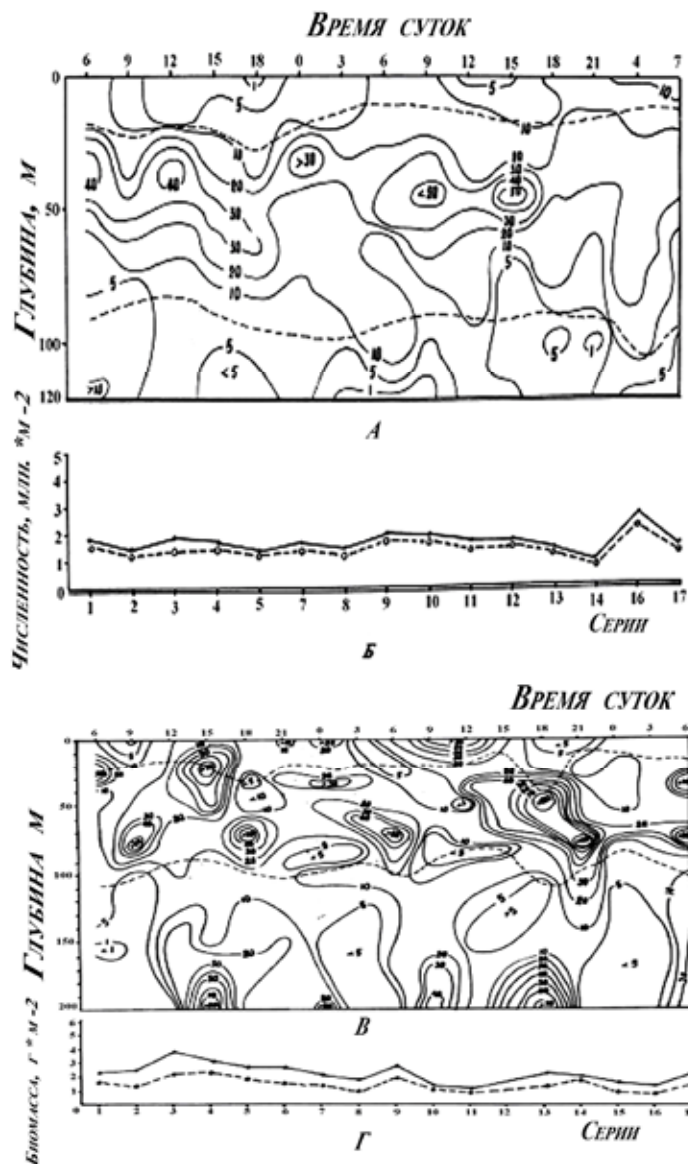
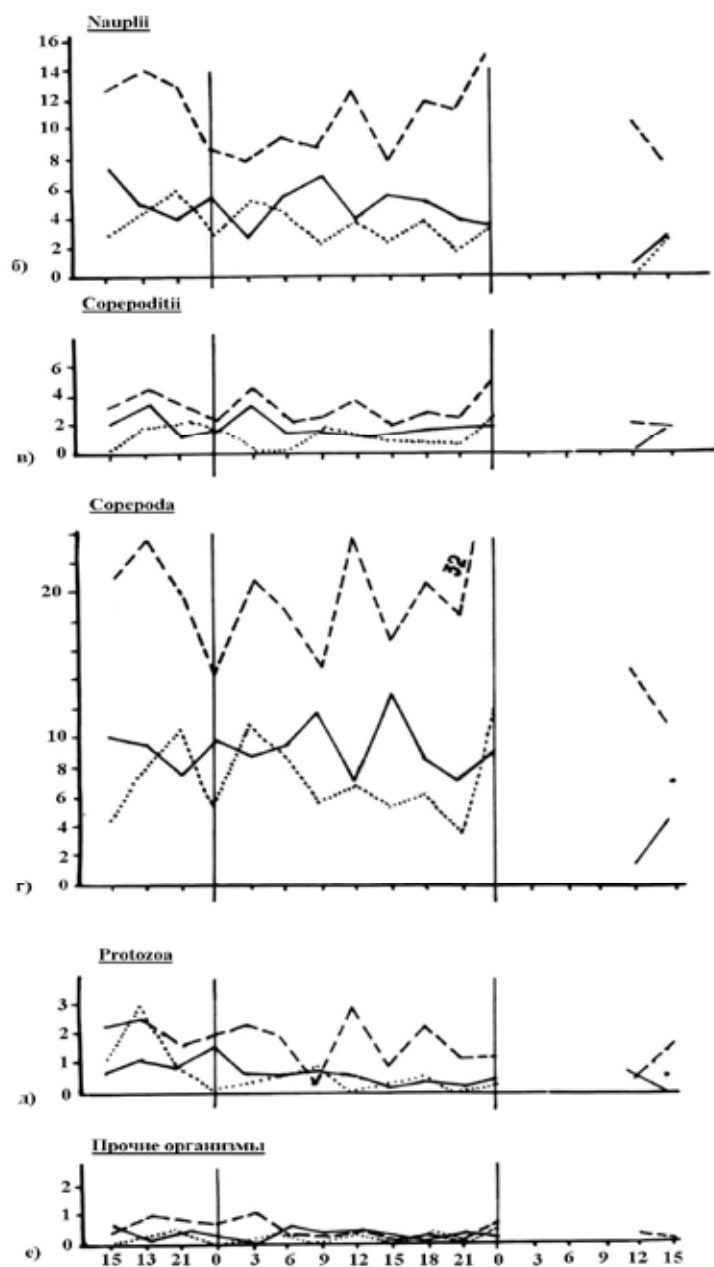
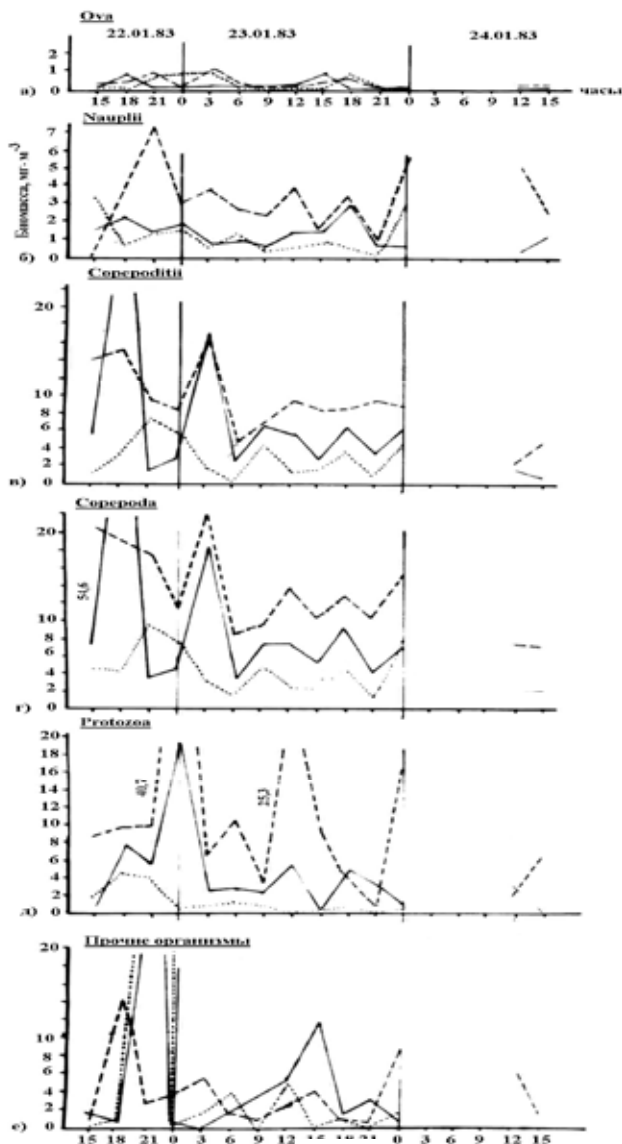


Рис. 109. Динамика численности и биомассы микрозоопланктона на 2-суточной ст. 3243 (I полигон, 23-й рейс НИС «Профессор Водяницкий».

Обозначения те же, что и на рис. 108, исключая z - 0-200 м.



А



Б

Рис. 110. Суточное распределение численности (А), тыс. экз.*м⁻³, и биомассы (Б), мг*м⁻³, возрастных и таксономических групп микрозоопланктона на ст. 1951:

1 – квазиоднородный слой, 2 – слой термоклина, 3 – нижележащий слой; а – Ova, б – Nauplii, в – Copepoditii, г – Copepoda, д – Protozoa, е – прочие организмы

последующих слоях по три максимума. В квазигодном слое они появляются через 12 ч (3, 15 и 0 ч), в нижнем – через 6 ч (6, 12 и 18 ч) (рис. 109, *А, е, Б, е*).

В 1987 г. двухсуточная ст. 3243 была выполнена на юго-западной периферии циклонического вихря, зафиксированного на северо-западе полигона в зоне дивергенции. Координаты станции – 4°17' ю.ш. и 64°59' в.д. Время наблюдений – с 6 ч 26.02 по 6 ч 28.02.87 г.

В начале наблюдений верхняя граница термоклина залегала довольно глубоко (40 – 45 м), постепенно поднимаясь к середине первых суток (до 25 ч), снова опускаясь к исходу их (50 м). Подобные же колебания наблюдаются на вторые сутки. Таким образом, толщина квазигодного слоя все время изменялась, достигая наименьшей толщины (0 – 15 м) ночью 27.02. Нижняя граница термоклина варьировала от 65 до 110 м, что приводило к изменению толщины слоя термоклина (см. гл. 2).

Распределение микрозоопланктона по слоям неравномерно и зависит от глубины залегания температурного скачка. Показано, что скопления организмов находятся в слое максимальных температурных изменений (рис. 110, *а, в*). Максимумы организмов сосредоточены в слое температурного скачка. Первый максимум численности (40 – 70 тыс. экз.·м⁻³), образованный к середине первых суток, занимает почти весь слой термоклина, последующие – более узкие слои – от 40 до 70 м.

Подъём границ термоклина 27.02 и последующее резкое опускание заставляют предполагать наличие активного динамического процесса. Перемещения максимумов численности в течение суток с 25-метровой глубины (0 ч 27.02) на глубину 60 м (6 и 12–18 ч), а затем на 100 м (21 ч), видимо, связаны с перемещением верхней границы термоклина. Можно отметить, что положение 20-тысячной изопланкты численности организмов совпадает с положением верхней и нижней границ температурного скачка (рис. 110, *а*).

Изменение биомассы указывает на активные динамические процессы. Пятна высоких значений биомассы сосредоточены в 20-25-метровом слое под верхней границей температурного скачка. Довольно большие скопления находились на поверхности в 15 и 12 ч и на глубине 200 м (рис. 110, *в*).

В слое термоклина сосредоточена основная масса организмов. Средние значения численности в 1,6, а биомассы в нём в 1,3 раза выше, чем в квазигодном слое, и, соответственно, в 3,1 и 2,4 раза выше, чем в нижнем слое (табл. 31). Средняя численность в 100-метровом слое составила (23,1±6,1) тыс. экз.·м⁻³, биомасса – (25,5±10,1) мг·м⁻³. В слое 0–200 м величины несколько меньше – (17,8±6,3) тыс. экз.·м⁻³ и (18,7±8,4) мг·м⁻³.

В целом, во всей исследованной толще максимумы численности и биомассы мало изменяются в течение суток. Самое большое увеличение (в два раза) отмечено в 12 ч 26.02 и в 6 ч 28.02 (рис. 110, *б, з*), т.е. через 6–9 ч.

Основу численности составили рачки отряда Copepoda – (16,2±7,3) тыс. экз.·м⁻³ или 93,7% всего микрозоопланктона и 44,5% биомассы. Основная численность приходилась на науплиусов (67,1%) (табл. 30). Количество яиц также довольно высокое (2,3 тыс. экз.·м⁻³). Численность некопеподитных групп невелика, хотя их биомасса в сумме равна биомассе Copepoda.

В распределении отдельных таксономических и возрастных групп по вертикали выявлены суточные колебания.

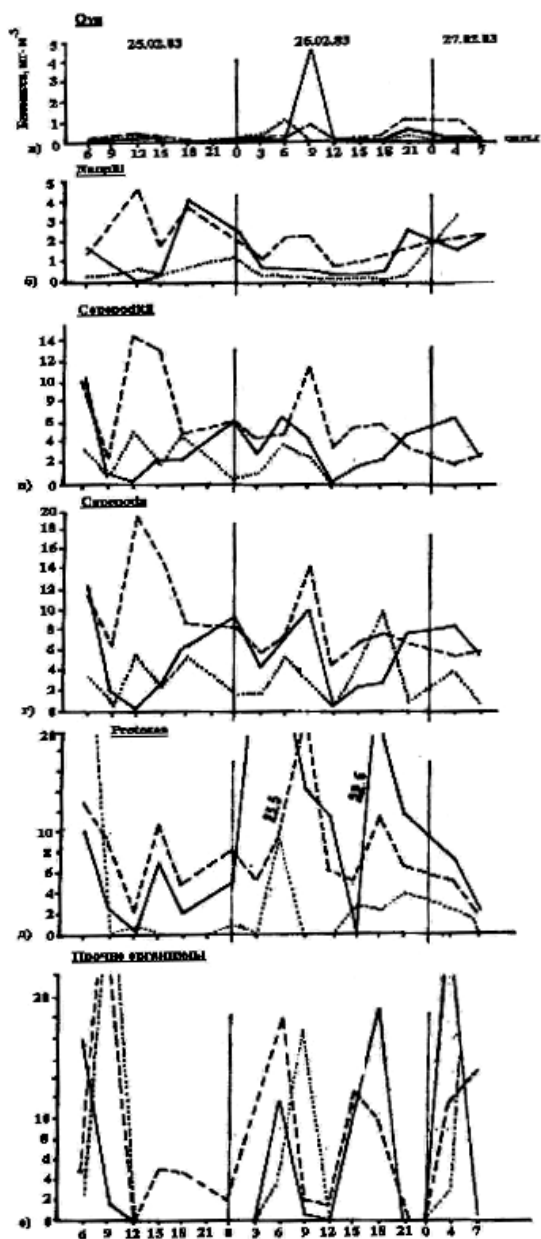
В квазигодном слое численность яиц увеличивается через каждые 6 ч (0, 6, 12 и 18 ч). Такая же изменчивость сохраняется в слое термоклина. В нижнем слое максимумы имеют периодичность 9 ч (рис. 111, *А, а, Б, а*). Подобная цикличность может быть связана с темпом размножения копепод и распространением внутренних волн (см. гл. 4). Распределение науплиальных стадий иное. В квазигодном слое максимальные значения численности отмечены в 6 и 15 ч 26.02. В 0 и 12 ч 27.02 также были образованы два пика. В слое термоклина высокая численность науплиусов (более 32 тыс. экз.·м⁻³) отмечена все светлое время 1-х суток (с 9 до 18 ч) (рис. 111, *А, б*). Расположение максимумов и минимумов во всех трех слоях не совпадает во времени,

Т а б л и ц а 30. *Распределение по слоям численности (тыс. экз./м) и биомассы (мг·м⁻³) микрозоопланктона на ст. 3243 в феврале 1987г.*

№ № се- рии	Дата	Вре мя	0 – ВГТ	ВГТ - НГТ	НГТ– 200 м	0 – 100 м	0 – 150 м	
1	26.02	6	<u>29.7</u> 29,6	<u>22.7</u> 11,3	<u>5.2</u> 3,2	<u>24.3</u> 15,5	<u>15.5</u> 9,9	
2		9	<u>19.7</u> 5,9	<u>27.3</u> 26,2	<u>5.7</u> 2,9	<u>25.3</u> 20,9	<u>16.6</u> 11,5	
3		12	<u>19.2</u> 27,3	<u>49.1</u> 17,5	<u>6.6</u> 16,3	<u>37.7</u> 21,2	<u>32.5</u> 18,8	
4		15	<u>32.3</u> 56,5	<u>32.1</u> 36,7	<u>19.0</u> 35,3	<u>32.2</u> 43,3	<u>29.9</u> 38,9	
5		18	<u>17.2</u> 17,6	<u>26.1</u> 29,0	<u>11.2</u> 13,1	<u>27.8</u> 26,7	<u>21.7</u> 19,9	
6		21	<u>15.8</u> 11,6	<u>31.8</u> 14,4	<u>7.6</u> 17,2	<u>27.7</u> 13,7	<u>17.9</u> 15,8	
7		27.02	0	<u>21.7</u> 16,9	<u>26.2</u> 43,4	<u>8.0</u> 14,8	<u>23.5</u> 38,3	<u>19.2</u> 23,3
8			3	<u>14.9</u> 13,5	<u>21.2</u> 26,5	<u>6.3</u> 2,1	<u>18.9</u> 21,8	<u>10.9</u> 10,5
9			6	<u>7.2</u> 10,4	<u>33.9</u> 25,7	<u>11.2</u> 8,9	<u>27.6</u> 22,1	<u>20.8</u> 16,2
10			9	<u>3.0</u> 28,6	<u>20.6</u> 8,1	<u>8.9</u> 41,3	<u>14.4</u> 12,4	<u>13.9</u> 31,7
11	12		<u>19.7</u> 33,4	<u>16.3</u> 19,0	<u>5.9</u> 7,3	<u>12.0</u> 19,8	<u>13.1</u> 13,3	
13	18		<u>11.5</u> 3,5	<u>27.6</u> 49,4	<u>9.3</u> 4,7	<u>24.4</u> 43,0	<u>14.8</u> 24,0	
14	21		<u>5.3</u> 15,3	<u>37.9</u> 73,6	<u>15.8</u> 11,9	<u>21.3</u> 42,8	<u>20.3</u> 27,8	
15	28.02		0	<u>12.5</u> 18,3	<u>16.5</u> 12,3	<u>2.9</u> 2,6	<u>16.0</u> 13,5	<u>9.8</u> 8,0
16		3	<u>9.0</u> 21,9	<u>17.8</u> 18,2	<u>3.3</u> 1,8	<u>14.7</u> 19,2	<u>9.6</u> 10,1	
17		6	<u>18.2</u> 24,9	<u>23.9</u> 37,4	<u>7.5</u> 4,4	<u>22.8</u> 34,9	<u>18.0</u> 19,6	
n=16, X±σ			<u>16.2±7.8</u> 20,9±12,4	<u>26.3±9.3</u> 28,0±16,5	<u>8.4±4.1</u> 11,8±11,3	<u>23.1±6.6</u> 25,0±10,1	<u>17.8±6.3</u> 18,7±8,4	
Соотношения в слоях			<u>1.6</u> 1.3	<u>3.1</u> 2.4				

особенно это заметно во 2-е сутки. По данным Л. В. Кузьменко (см. гл. 7), в 6 и 18 ч отмечена наиболее высокая продукция фитопланктона.

Малочисленные копепоидитные стадии образуют довольно высокие биомассы во всех слоях. В квазиоднородном слое в первые сутки отмечены два максимума численности (0, 15 ч) и один – биомассы (15–18 ч). Во вторые сутки возникают три мак-



A

Время суток, ч

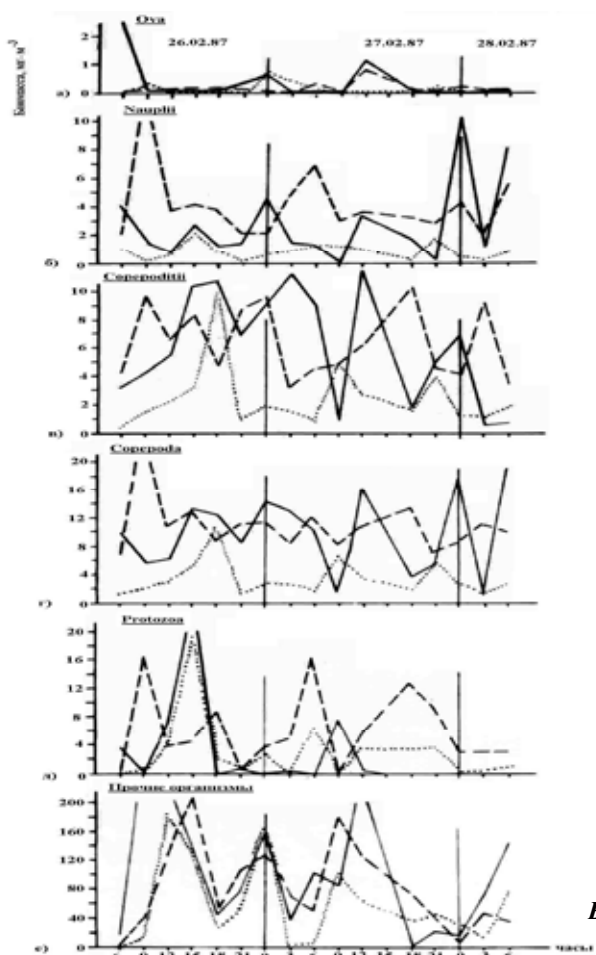


Рис. 111. Суточное распределение численности (*A*), тыс. экз. м^{-3} , биомассы (*Б*), мг м^{-3} , возрастных и таксономических групп микрозоопланктона на ст. 3243.

Обозначения те же, что и на рис. 110

симула биомассы (3, 12, 21 ч) (рис. 111, Б, в). Периодичность их образования в слое термоклина в 1-е сутки составила 6 ч, во 2-е – 12 ч, в нижнем слое – через 12 ч (рис. 111, Б, в).

В сумме рачки отряда Copepoda совершают суточные ритмичные перемещения. В первые сутки максимумы численности и биомассы возникают через 9 ч (6, 15, 0 ч), во вторые – через 4 ч. В слое термоклина увеличение наблюдается через 6 ч (1-е сутки) или через 12 ч (2-е сутки). В нижнем слое происходит смещение периодичности образования пиков (рис. 111, А, г, Б, г).

У Protozoa также отмечено расхождение в ритмичности образования пиков верхнего квазиоднородного слоя по сравнению с двумя последующими слоями (рис. 111, А, д, Б, д). В верхнем однородном слое в сутки прослеживается по одному максимуму (15 ч в 1-е сутки; 9 ч – во 2-е), в слое термоклина – по два (6–9 и 18 ч), в нижнем слое – также по два.

У последней группы организмов в течение суток происходит увеличение численности и биомассы в 2–3 раза (рис. 111, А, е, Б, е).

На основании сопоставления данных января 1983 г. и февраля 1987 г. можно заключить, что показатели микрозоопланктона почти одинаковы, если сравнение проводить в пределах 100-метрового слоя. В слое термоклина численность Copepoda, а также суммарного микрозоопланктона была выше в 1987 г. В этом слое в 1983 г. преобладали яйца Copepoda и организмы Protozoa, в 1987 г. – науплиусы Copepoda (табл. 32).

Северо-восточная часть. В 1983 г. район работы был расположен в сложной динамической системе, обусловленной взаимодействием подповерхностных водных масс Северо-Восточного Муссонного Течения западного направления с водной массой из Бенгальского залива и Экваториального Противотечения, несущего на восток Аравийскую водную массу. Во время двухсуточной ст. 2010 (с 6 ч 25.02 до 7 ч 27.02) судно дрейфовало в юго-восточном направлении, вышло за пределы полигона, пройдя через фронтальную зону восточной вторичной дивергенции.

Верхний квазиоднородный слой занимал 15–20 м, несколько заглубляясь к концу 1-х суток и уменьшаясь в начале 2-х и 3-х суток. Слой термоклина колебался от 10–20 до 85–100 м, а численность микрозоопланктона в верхнем однородном слое – от 1,2 до 10,2 тыс. экз.·м⁻³ в светлое время суток и от 11,2 до 18,2 тыс. экз.·м⁻³ – в темное. Средняя величина для всего слоя составила (11,3±5,0) тыс. экз.·м⁻³, а биомасса (24,9±16,2) мг·м⁻³ (табл.33). Средние показатели 100-метрового слоя (15,4±3,1 тыс. экз.·м⁻³) несколько выше, чем в 120-метровой толще (табл. 32).

В распределении микрозоопланктона по вертикали заметно концентрирование максимумов на глубине от 25 до 50 м (рис. 112, а) или от 30 до 55 м (рис. 116, в). Довольно высокие значения биомассы отмечены на поверхности в ночное время (от 3 до 6 ч) и под нижней границей термоклина на глубинах от 90 до 120 м. Суточные колебания численности выражены слабо (рис. 112, б), колебания биомассы значительны: максимальные показатели отмечены утром 25-го и утром и вечером 26-го, минимальные – в 12 ч 25-го и 26-го (рис. 112, г).

В процентном отношении группа Copepoda была самой многочисленной во всем исследованном слое (93%), но с небольшим значением биомассы (38,2%; табл. 29). Основу численности составляли науплиусы (55%), а основу биомассы – копеподитные стадии (72%). Довольно ощутимый вклад в образование показателей биомассы в верхних слоях внесли Infusoria, а в нижних – Sarcodina и клещи.

Общая численность яиц имела довольно высокое значение с преобладанием их нахождения в слое термоклина. В квазиоднородном слое максимумы приходились на утро (6–9 ч), день (15 ч) и ночь (21–4 ч). В нижних слоях максимумы появляются три раза в сутки: в 6, 12 и 18 ч (рис. 113, а). В перемешанном верхнем слое наибольшая численность науплиусов отмечена в темное время (от 18 до 6–9 ч), наименьшая – в 12–15 ч (рис. 113, А, б, Б, б). В нижележащих слоях максимумы численности приходятся на 12–15 и на 0 ч, находясь в противофазе по сравнению с предыдущим слоем.

Т а б л и ц а 31. Численность (тыс. экз.·м⁻³), биомасса (мг·м⁻³) и процентное соотношение возрастных и таксономических групп в слое ВГТ – НГТ

Группа	Юго-западная часть		Северо-восточная часть	
	1983 г.	1987 г.	1983 г.	1987 г.
Copepoda	<u>19,00±3,45 (89,9)</u> 13,18±2,35 (46,4)	15,29±3,36 (90,7) 8,76±4,19 (34,2)	<u>26,07±6,57 (94,7)</u> 12,19±8,12 (50,8)	<u>36,17±10,41 (95,4)</u> 13,72±6,26 (37,0)
В том числе:				
Ova	<u>5,27±2,15 (27,7)</u> 0,42±0,27 (3,2)	<u>3,60±1,40 (24,2)</u> 0,39±0,33 (4,5)	<u>3,06±2,20 (11,7)</u> 0,18±0,20 (1,5)	<u>7,25±7,14 (20,0)</u> 0,32±0,30 (2,3)
Nauplii	<u>10,74±2,48 (56,6)</u> 3,68±1,74 (28,0)	<u>8,67±2,07 (56,7)</u> 2,05±0,99 (23,4)	<u>19,36±6,12 (74,3)</u> 5,60±7,75 (45,9)	<u>23,76±7,32 (65,7)</u> 3,30±1,60 (24,1)
Copepodites	<u>2,99±1,09 (15,7)</u> 9,08±3,99 (60,0)	<u>2,92±3,36 (19,1)</u> 6,32±4,01 (72,1)	<u>3,65±0,95 (14,0)</u> 1,09±0,79 (3,9)	<u>5,16±1,93 (14,3)</u> 10,10±6,26 (73,6)
Protozoa	<u>1,64±0,69 (7,8)</u> 10,87±10,26 (38,3)	<u>1,05±0,41 (6,2)</u> 8,21±5,15 (32,0)	<u>1,21±1,46 (3,2)</u> 6,11±5,06 (25,5)	<u>1,21±1,46 (3,2)</u> 7,68±12,96 (20,7)
Прочие организмы	<u>0,49±0,33 (2,3)</u> 4,34±4,04 (15,3)	<u>0,51±0,39 (3,1)</u> 8,65±8,59 (33,8)	<u>0,51±0,59 (1,8)</u> 5,67±5,28 (21,7)	<u>0,55±0,33 (1,4)</u> 15,68±30,51 (42,3)
Всего	<u>21,13±1,55 (100)</u> 28,39±11,27	<u>16,85±3,31 (100)</u> 25,62±10,86	<u>27,67±6,34 (100)</u> 23,98±10,93	<u>37,93±10,51 (100)</u> 37,08±33,73

Т а б л и ц а 32. *Распределение по слоям численности (тыс. экз. м⁻³) и биомассы (мг·м⁻³) микрозоопланктона на ст. 2010 в феврале 1983 г.*

№№ серии	Дата	Время	0 – ВГТ	ВГТ – НГТ	НГТ–120 м	0 – 100м	0 – 120 м
1	25.02	6	<u>16,2</u> 39,6	17,8	<u>7,5</u> 49,0	<u>17,5</u> 30,4	<u>16,8</u> 33,5
2		9	<u>6,3</u> 6,4	14,2	<u>3,7</u> 81,0	<u>12,9</u> 42,3	<u>12,4</u> 50,4
3		12	<u>1,2</u> 0,5	24,2	<u>8,3</u> 6,0	<u>19,3</u> 17,6	<u>16,6</u> 13,2
4		15	<u>7,8</u> 16,6	<u>19,4</u> 32,4	<u>3,3</u> 2,4	<u>15,9</u> 27,6	<u>13,8</u> 23,4
5		18	<u>4,1</u> 14,6	<u>17,6</u> 18,0	<u>4,3</u> 5,5	<u>12,8</u> 16,8	<u>11,5</u> 14,9
7	26.02	0	<u>16,1</u> 18,3	<u>33,3</u> 16,7	<u>7,4</u> 0,2	<u>14,8</u> 17,2	<u>13,6</u> 14,7
8		3	<u>12,6</u> 29,4	24,0	<u>2,9</u> 5,5	<u>13,5</u> 23,1	<u>12,8</u> 25,2
9		6	<u>12,4</u> 45,7	<u>27,4</u> 32,7	<u>7,8</u> 33,7	<u>18,5</u> 43,2	<u>17,5</u> 41,6
10		9	<u>17,1</u> 23,1	<u>19,0</u> 44,2	<u>2,5</u> 20,5	<u>18,4</u> 37,8	<u>17,4</u> 34,2
11		12	<u>8,8</u> 10,4	<u>17,9</u> 12,9	<u>7,7</u> 1,9	<u>14,5</u> 12,0	<u>13,3</u> 10,3
12		15	<u>10,2</u> 15,8	<u>18,9</u> 27,2	<u>4,2</u> 8,0	<u>16,3</u> 23,8	<u>15,3</u> 21,1
13		18	<u>10,3</u> 44,7	<u>18,4</u> 28,9	<u>4,1</u> 15,1	<u>12,9</u> 31,2	<u>11,8</u> 28,0
14		21	<u>11,2</u> 52,2	<u>8,2</u> 24,2	<u>3,1</u> 4,7	<u>8,8</u> 11,6	7,9 10,4
16	27.02	4	<u>17,9</u> 46,9	<u>23,7</u> 23,1	9,3 15,9	<u>21,7</u> 31,4	<u>20,6</u> 28,5
17		7	18,2 10,3	<u>11,6</u> 24,3	<u>2,9</u> 25,8	<u>13,9</u> 19,4	<u>12,8</u> 25,5
$n=15, X \pm \sigma$			<u>11,3±5,0</u> 14,3±3,0	<u>19,8±6,25</u> 27,6±10,1	<u>25,3±2,3</u> 19,0±23,3	<u>15,4±3,1</u> 25,7±9,3	<u>14,3±3,0</u> 24,9±11,2
Соотношения в слоях			<u>1,7 3,7</u> 1,1 1,5				

Общепринятая закономерность в распределении копеподитных стадий – увеличение показателей ночью, уменьшение в светлое время – проявляется только в поверхностном слое. На глубине максимумы возникают и днём (рис. 112, *А, в, Б, в*). В распределении суммарной численности *Soropoda* просматривается общая тенденция: в перемешанном поверхностном слое минимальная численность в 12 ч постепенно увеличивается к ночи, достигая максимума в 0 ч. В слое термоклина и ниже его максимальные значения отмечены в 9–12, 18 ч. Ночью (0–3 ч) наблюдается уменьшение численности (рис. 112, *А, з*). Аналогичное изменение происходит с биомассой (рис. 112, *Б, з*).

Суточные изменения численности *Protozoa* испытывают незначительные колебания (рис. 117, *А, д*). Колебания биомассы более выражены: очень низкая в 12–15 ч биомасса увеличивается до 22–23 мг·м⁻³ в 3–6 и 18–21 ч (рис. 112, *Б, д*). Численность прочих организмов имеет тенденцию к увеличению в 6–9, 15–18 ч (рис. 112, *А, е*), биомасса относительно большая в эти же часы во всех слоях (рис. 112, *Б, е*).

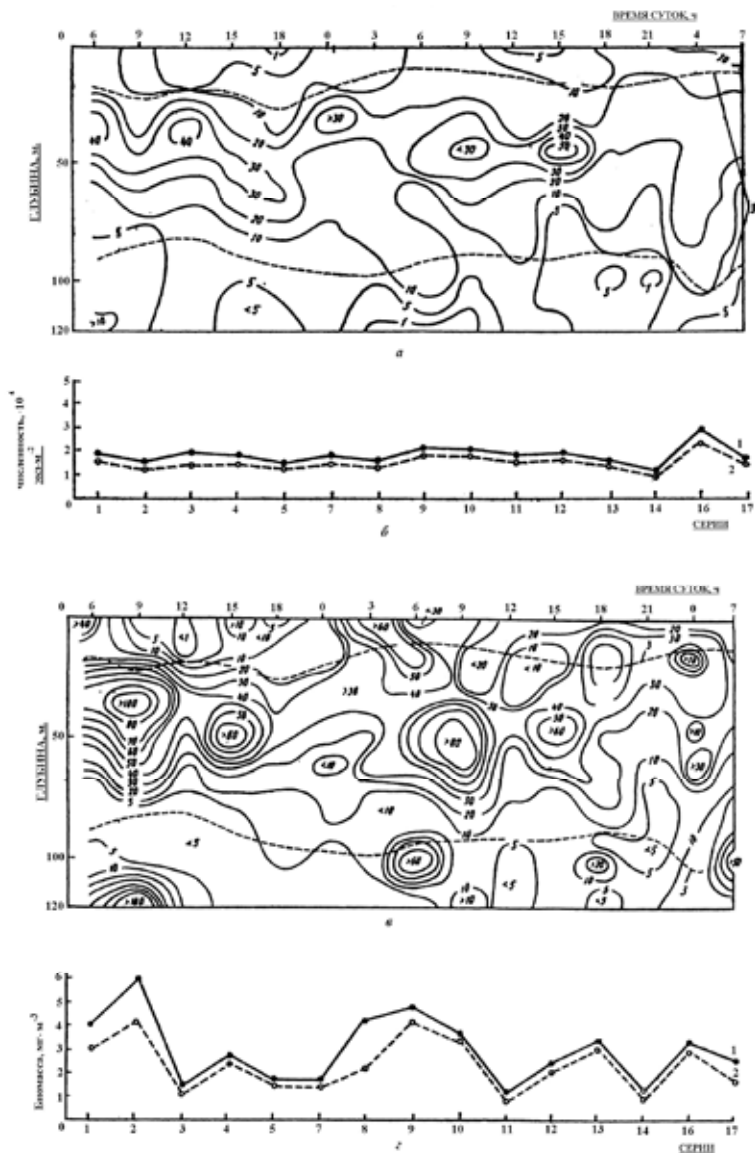


Рис. 112. Динамика численности и биомассы микрозоопланктона на ст. 2010 (П полигон, 14-й рейс НИС «Профессор Водяницкий».

Обозначения те же, что и на рис. 108 и 109, исключая z – 0-120 м

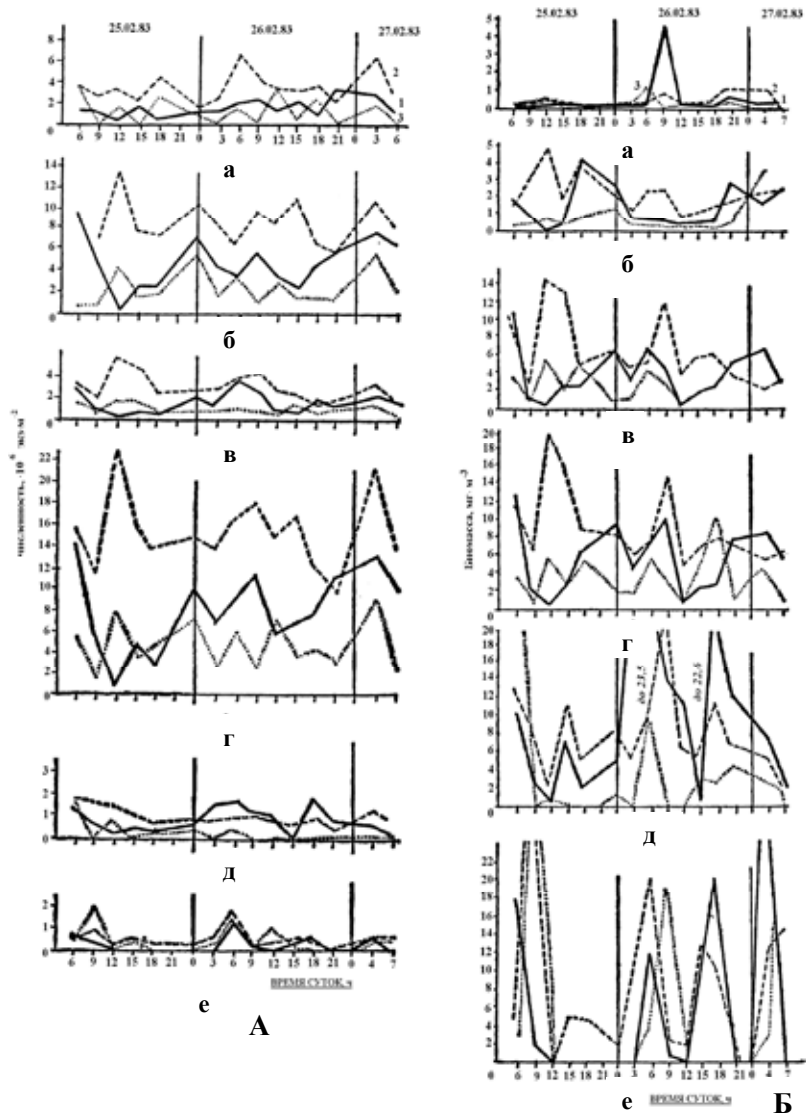


Рис. 113. Суточное распределение численности (**А**), тыс. экз.*м⁻³ и биомассы (**Б**), мг*м⁻³, возрастных и таксономических групп на ст. 2010.

Обозначения те же, что и на рис. 111

В 1987 г. двухсуточная ст. 3265 находилась в непосредственной близости от зоны дивергенции, образованной взаимодействием Бенгальских, Индонезийских водных масс и более солеными массами Экваториального Противотечения из западных областей океана. Станция была выполнена с 19 по 21.03.87 с координатами 5°22'8" с. ш. и 89°42'20" в.д. Для этого периода характерны суточные, полусуточные и шестичасовые колебания нижней границы верхнего квазиоднородного слоя (ВКС), совпадающие с изменением по глубине изотермы 29°С. Амплитуда колебаний в 1-е сутки составляла 15 м, и верхняя граница ВКС поднялась к поверхности на 5 м. В дальнейшем амплитуда колебаний составила 5–7 м. Слой максимальных градиентов температуры и плотности находился на 10–15 м ниже верхней границы термоклина и испытывал синхронные колебания с ней. Нижняя граница термоклина и пикноклина находилась на глубине около 115 м, испытывая синхронные колебания, но амплитуды их не совпадали (см. гл. 2).

Численность суммарного микрзоопланктона в верхнем однородном слое варьировала от 10 до 62 тыс. экз.·м⁻³, биомасса – от 9 до 62 мг·м⁻³. Колебания в последующих слоях менее выражены. Средние значения в слое максимального скопления организмов – термоклине – превышали в 1,5 раза значения в квазиоднородном слое по численности и в 1,2 раза значения по биомассе. По отношению к нижнему слою превышение составило 4,4 и 2,6 раза. В 100-метровой толще численность и биомасса были в 2–3 раза выше, чем в 1973 г. (40,2 тыс. экз.·м⁻³, 40,9 мг·м⁻³; табл. 33).

В слое термоклина довольно высокие значения численности суммарного микрзоопланктона распределены в пределах всего слоя с пятью максимумами (более 50 – 80 тыс. экз.·м⁻³), возникающими через 9–12 ч. Эти пятна находятся под слоем максимальной плотности и колеблются синхронно с изменением глубины залегания слоя плотности (рис. 114, а). Биомасса распределена в виде пятен с интервалами 6–9 ч, расположенных между верхней границей термоклина и глубинами 50 м (1-е сутки) и 75 м (2-е сутки) (рис. 114, в).

Суточные перемещения в слое 0–100 м выражены слабо и происходят с 6–9-часовой ритмичностью, т.е. синхронно с суточными колебаниями температуры и плотности. В слое 0–200 м отмечены одно увеличение численности в 1-е сутки (в 15 ч) и по два увеличения биомассы каждые сутки через 12 ч (рис. 114, б, з).

Анализ структурных показателей различных возрастных и таксономических групп указывает на неравномерность их распределения. Численность яиц *Soropoda* была очень высокой (4,8 тыс. экз.·м⁻³) и составила 20% всех копепод (табл. 29). Такое обилие предполагает интенсивный процесс размножения у копепод. Распределение яиц по вертикали в течение суток отличается периодичностью максимумов и минимумов, не совпадающих по времени в различных слоях.

В квазиоднородном слое слабое увеличение численности и биомассы происходит ночью (3 ч). Второй дневной максимум прослеживается по биомассе (12–15 ч). Минимумы появляются утром (6 ч) и ночью (0 ч). На 2-е сутки обнаружены три максимума (3, 12 и 21 ч) (рис. 115, А, а, Б, а). В двух следующих слоях имеется по одному максимуму в 1-е сутки (12 ч) по два несколько меньших – во 2-е сутки (6 и 21 ч). Ход кривых во всех трех слоях синхронный.

Средняя численность науплиусов также довольно высокая и больше, чем в предыдущих наблюдениях в этом же районе, хотя биомасса не достигает высоких значений (табл. 29). Распределение в первых двух слоях имеет три максимума с шестичасовой периодичностью (3, 12 и 18 ч). В нижнем слое их всего два (6 и 21 ч; рис. 115, А, б, Б, б).

Распределение копеподитных стадий во всех трех слоях различается: в квазиоднородном слое в 1-е сутки отмечены два максимума (9 и 21 ч), во 2-е – также два (6 и 18 ч); в слое термоклина в 1-е сутки – один максимум (18 ч), во 2-е – три (3, 15 и 0 ч); в нижнем слое в 1-е сутки имеются два максимума (15 и 21 ч), во 2-е – три (3, 18 и 21 ч). Минимальные значения численности верхнего однородного слоя приходятся на время наличия в нижнем слое максимумов численности (рис. 115, А, в). Распределение биомассы идентично (рис. 115, Б, в).

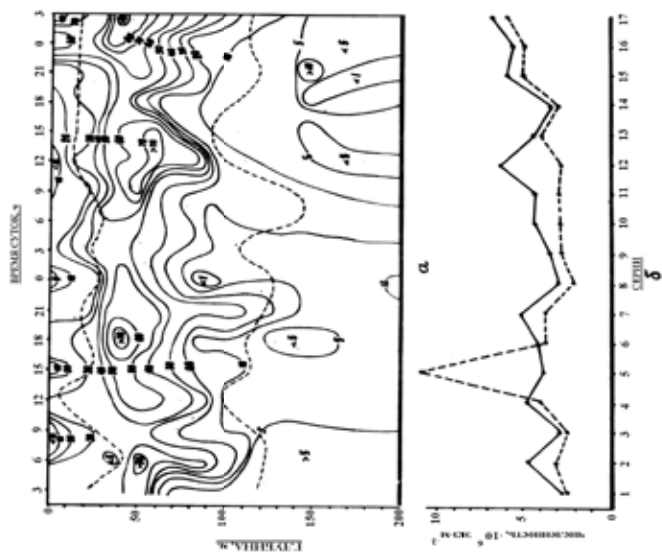


Рис. 114. Динамика численности микрозоопланктона на ст 3265 (П полигон, 23-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»).
Обозначения те же, что и на рис. 112

В целом, рачки отряда Соперода совершают перемещения, синхронные во всех трех слоях в 1-й день исследований. Во второй день отмечено смещение максимумов и минимумов в верхнем слое относительно двух нижних (рис. 115 *А, з, Б, з*).

Численность Protozoa невелика, с небольшим максимумом через 6–9 ч. Биомасса образует большие величины в слое термоклина (рис. 115 *А, д, Б, д*). Все прочие организмы создают высокие биомассы в двух верхних слоях с максимумами, находящимися часто в противофазах (рис. 115 *А, е, Б, е*).

Т а б л и ц а 33 Распределение по слоям численности (тыс. экз.:м⁻³) и биомассы (мг:м⁻³) микрозоопланктона на ст. 3265 в марте 1987 г.

№№ се- рии	Дата	Вре мя	0 – ВГТ	ВГТ – НГТ	НГТ–200 м	0 – 100 м	0 – 200 м	
1	20.03	3	<u>39.5</u> 13,8	<u>23.2</u> 62,1	<u>3.0</u> 46,2	<u>26.4</u> 56,5	<u>22.9</u> 49,7	
2		6	<u>22.3</u> 13,0	<u>32.1</u> 9,1	<u>6.5</u> 17,8	<u>34.9</u> 15,2	<u>32.8</u> 12,0	
3		9	<u>18.7</u> 17,5	<u>21.2</u> 16,6	<u>4.6</u> 6,2	<u>24.7</u> 16,8	<u>13.4</u> 12,7	
4		12	<u>33.5</u> 34,0	<u>42.2</u> 14,6	<u>8.7</u> 6,8	<u>39.9</u> 19,4	<u>30.3</u> 15,1	
5		15	<u>18.7</u> 7,2	<u>33.1</u> 39,0	<u>8.5</u> 3,4	<u>110.4</u> 31,0	<u>20.9</u> 17,2	
6		18	<u>31.0</u> 16,1	<u>35.0</u> 43,5	<u>5.2</u> 22,9	<u>34.1</u> 40,9	<u>22.1</u> 31,8	
7		21	<u>20.7</u> 20,9	<u>41.2</u> 33,8	<u>15.4</u> 6,9	<u>36.7</u> 30,9	<u>29.0</u> 28,9	
8		21.03	0	<u>10.0</u> 7,6	<u>25.8</u> 11,1	<u>7.0</u> 2,9	<u>21.8</u> 10,2	<u>18.5</u> 16,6
9			3	<u>30.7</u> 22,3	<u>28.5</u> 16,6	<u>6.5</u> 6,4	<u>29.0</u> 13,7	<u>19.8</u> 12,2
10			6	<u>32.5</u> 42,3	<u>23.5</u> 19,1	<u>13.7</u> 13,3	<u>29.6</u> 54,8	<u>22.6</u> 37,9
11			9	<u>14.7</u> 14,1	<u>29.6</u> 29,5	<u>9.5</u> 2,1	<u>30.3</u> 40,4	<u>22.4</u> 19,3
12		12	<u>18.4</u> 24,3	<u>58.1</u> 22,4	<u>3.6</u> 6,7	<u>28.1</u> 22,7	<u>35.3</u> 16,1	
13		15	<u>20.5</u> 8,3	<u>53.4</u> 34,0	<u>7.4</u> 6,1	<u>45.1</u> 27,5	<u>23.3</u> 14,6	
14		18	<u>24.7</u> 18,2	<u>28.9</u> 10,7	<u>7.9</u> 5,9	<u>26.9</u> 16,0	<u>16.9</u> 12,4	
15		21	<u>29.3</u> 14,3	<u>36.7</u> 44,3	<u>14.3</u> 25,4	<u>43.8</u> 71,8	<u>33.1</u> 42,8	
16	22.03	0	<u>61.7</u> 59,4	<u>39.3</u> 50,4	<u>5.3</u> 3,3	<u>58.4</u> 59,1	<u>28.9</u> 27,4	
17		3	<u>46.5</u> 41,8	<u>70.1</u> 83,7	<u>14.2</u> 27,4	<u>61.8</u> 68,9	<u>35.4</u> 48,5	
n=17 X±σ			<u>23.7±11.5</u> 26,7±20,4	<u>36.5±12.8</u> 31,8±19,8	<u>8.3±1.1</u> 12,3±11,5	<u>40.2±20.6</u> 40,9±25,5	<u>25.1±6.5</u> 23,8±13,4	
Соотношения в слоях			<u>1.5</u> <u>4.4</u> 1,2 2,6					

Количественное сравнение микрозоопланктона по годам показало, что в слое 0–100 м численность и биомасса в 1987 г. были в 2–3 раза выше, чем в 1983 г. (40,4 тыс. экз.·м⁻³ и 40,9 мг·м⁻³; 15,4 тыс. экз.·м⁻³). Эти же различия сохраняются в слое термоклина (табл. 31).

Таким образом, в северо-восточной части океана в 1987 г. отмечены наиболее высокие значения численности и биомассы микрозоопланктона.

10.5. РАЗМНОЖЕНИЕ КОПЕПОД В ДИНАМИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВОДАХ

Ранее было установлено, что на большей части исследований акватории Южной Субэкваториальной и Северной Экваториальной Дивергенций преобладало размножение преимущественных хищников. Величины кладок у этих видов не отличались высокими показателями и находились на уровне значений, характерных для открытых районов океана. Интенсивное размножение преимущественных фитофагов и эврифагов происходило в локальных динамически активных водах (гидрофронты, дивергенции, циклонические циркуляции). Рачки этих видов обладают высокой потенциальной репродукционной способностью быстрого реагирования на обилие пищи.

В 1983 г. распределение наибольших значений генеративной продукции по акватории полигонов совпадало с положением зон дивергенций. В юго-западной части суммарный максимальный генеративный прирост (490 мг·♀⁻¹·сут⁻¹), образованный шестью видами – *Undinula darwini*, *Clausocalanus furcatus*, *Eucalanus pseudoattenuatus*, *Temora discaudata*, *Pleuromamma gracilis*, *Euchaeta marina* – находился в зоне юго-восточной ветви Южной Субэкваториальной Дивергенции; в северо-восточной части максимальные значения (575 мкг·♀⁻¹·сут⁻¹) были образованы пятью видами – *U. darwini*, *P. gracilis*, *E. marina*, *Scolecithrix danae*, *Eucalanus sp.* – в водах гидрофронтов и значительно превышали фоновые значения.

Таким образом, в динамически дивергентных активных зонах интенсивное размножение фитофагов приводит к многократному возрастанию генеративной продукции за счет возрастания величин кладок и числа размножающихся особей в популяции. Размножение хищников не приурочено к подобным зонам и происходит с низкой скоростью по всей акватории. Процентный состав размножающихся видов может служить показателем гидродинамической активности, а в целом и продуктивности вод: в дивергентных продуктивных водах преобладает генеративная продукция фитофагов и эврифагов, а в малодинамических олиготрофных – хищников.

Таким же показателем может служить количество яиц, отложенное теми или иными видами. Фитофаги и эврифаги, как правило, выметывают яйца в воду, а хищники – в яйцевые мешки, соотношение тех и других является хорошим показателем функционального состояния системы. Поэтому при обработке проб микрозоопланктона в дальнейшем был сделан упор на определение яиц и науплиальных стадий по разработанной нами методике.

Видовое распознавание яиц и младших науплиусов, (I–II) копеподитов в фиксированных пробах довольно затруднительно. Более прост путь определения в пределах родовой принадлежности, поэтому все выявленные яйца и науплиусы были отнесены к 11 родам копепод, размножение которых происходило в планктоне в период наблюдений.

Анализ размерного и видового состава копепод на суточной станции Южной Субэкваториальной Дивергенции в 1983 г. указывает на активное размножение в планктоне мелких фитофагов и эврифагов, выметывающих яйца диаметром от 0,07 до 0,10 мм. Самой высокой была численность рачков рода *Clausocalanus* (табл. 34). Довольно высокие показатели обнаружены у рода *Undinula*. Активно размножались также рачки рода *Oithona*, вынашивающие мешки, набитые чаще мелкими яйцами (0,05 мм). Все представленные ракообразные разбиты на две группы: к первой отнесены фитофаги и эврифаги, выметывающие яйца в воду, а ко второй – хищники, вынашивающие яйцевые

мешки. Из таблицы видно, что в планктоне преобладали яйца и ранние науплиальные стадии копепод первой группы.

Более подробный анализ распределения яиц разных видов показал, что максимальная численность яиц *Undinula* (1,22 тыс. экз.·м⁻³) отмечена 23.01.83 в 6 ч на глубине 47–50 м. Наибольшее количество яиц *Clausocalanus* также было обнаружено 23 января в 3 ч (4,46 тыс. экз.·м⁻³) и 0 ч (3,37 тыс. экз.·м⁻³). Первый максимум находился на поверхности, второй – на глубине 30–40 м. В этот же день в 12 ч отмечено наибольшее число яиц у *Oithona* (2,27 тыс. экз.·м⁻³) и в 0 ч с 23 на 24 января (3,94 тыс. экз.·м⁻³). Основное нахождение яиц – на глубинах от 25 до 100 м. Следовательно, во вторую половину суток 23 января в момент пересечения судном дивергенции в планктоне отмечены наиболее высокие показатели откладки яиц рачками *Copepoda*.

В 1987 г. средняя численность яиц рачков рода *Undinula* во всем исследованном слое была незначительной (табл. 35). В 18 ч 26-го и в 6 ч 27-го отмечены самые высокие средние значения (0,16–0,19 тыс. экз.·м⁻³). Численность науплиусов достигла больших величин и в 12 ч 26-го в слое составила 1,42 тыс. экз.·м⁻³. Основное местонахождение зафиксировано на глубине 30 м, где их количество превышало 5 тыс. экз.·м⁻³. Из первой группы активное размножение происходило у *Clausocalanus* и *Pleuromamma*.

Четкой периодичности в распределении яиц у *Clausocalanus* на протяжении двух суток не обнаружено. Отмечены два максимума 26 февраля – в 15 ч (2,78 тыс. экз.·м⁻³) и в 21 ч (3,06 тыс. экз.·м⁻³) – с основным концентрированием на глубинах от 40 до 60 м, где они образовали значительные скопления (90 тыс. экз.·м⁻³). По данным Т. М. Ковалевой (гл. 6), основная биомасса фитопланктона находилась на глубинах от 40 до 80 м. Максимальное увеличение численности водорослей, отмеченное в 18 ч, видимо, вызывало активное размножение фитофагов, а затем хищников. Интенсивное размножение *Cycloroida* подтверждает обилие яйцевых мешков и науплиусов. Максимальная численность яиц отмечена 26-го в 9 ч (20,6 тыс. экз.·м⁻³) и 27-го в 12 ч (42,2 тыс. экз.·м⁻³) с основной глубиной концентраций от 30 до 40 м. Средняя численность науплиусов была несколько ниже (1,91 тыс. экз.·м⁻³) и также не имела четкой периодичности. Возможно, шестичасовое увеличение в квазигомогенном слое, о котором говорилось выше, обусловлено суммарным количеством яиц.

В феврале 1983 г. в Северной Экваториальной Дивергенции обнаружены яйца представителей 8 родов (табл. 36). Больше всего было яиц рачков *Clausocalanus* и *Oncaea*. По биомассе наибольшие показатели образовали *Undinula*, *Clausocalanus*, *Euchaeta* и *Oncaea*. Максимальное число яиц у *Undinula* (5 тыс. экз.·м⁻³) концентрировалось в слое термоклина на глубинах от 30 до 100 м, только в ночь с 25-го на 26 января максимум поднялся на глубину 20 м, а в 3 ч 26-го – на 15 м. Именно в слое максимальной плотности находилось наибольшее количество яиц *Undinula*. В первые сутки средние значения для всего слоя были выше (350–400 экз.·м⁻³), чем во вторые (100–140 экз.·м⁻³). В ночь с 27-го на 28-е отмечены наименьшие величины (20 экз.·м⁻³). Видимо, эти колебания обусловлены не темпами откладки яиц, а гидродинамическими изменениями.

У рачков *Clausocalanus* максимальные показатели (от 3 до 6 тыс. экз.·м⁻³) также отмечались в слое термоклина на глубинах от 30 до 80 м и приходились на 6 ч. У представителей рода *Oithona* сброшенные яйцевые мешки обнаружены на глубинах от 30 до 100 м. Максимальные средние значения для всей исследованной толщи (3 тыс. экз.·м⁻³) приходились на светлое время суток (12 и 15 ч).

В 1987 г. северо-восточная часть выделялась наибольшими показателями микрозоопланктона как во всей исследованной водной толще, так и в слое термоклина. Суммарная численность яиц и младших науплиусов превышала 20 тыс. экз.·м⁻³. Среди *Copepoda* в первой группе размножение происходило у родов *Clausocalanus*, *Undinula*, *Temora*, во второй – у *Oithona* и *Oncaea* (табл. 35).

Основная масса яиц *Clausocalanus* в первые сутки концентрировались в слое 40–90 м (более 20 тыс. экз.·м⁻³), а во второй – выше, от 30 до 60 м (более 30 тыс. экз.·м⁻³), иногда поднимаясь на поверхность (в 0 ч с 21 на 22 марта). Такое распределение яиц хорошо согласуется с распределением фитопланктона (см. гл. 6). Средние показатели для

Т а б л и ц а 34. Средние численность и биомасса Сорогорода различных родов и возрастных стадий в юго-западной части Индийского океана

Род	Численность, тыс. экз. м ⁻³					Биомасса, мг·м ⁻³				
	Ova	Nauplii		Copepodites	Всего Cope- roda	Ova	Nauplii		Cope-ro- diti	Всего Cope- roda
		млад- шие	стар- шие				младшие	старшие		
Январь 1983 г. Фитофаги и эврифаги										
<i>Undinula</i>	0,49	0,20	0,49	0,16	1,34	0,126	0,093	1,049	2,604	3,872
<i>Clausocalanus</i>	2,09	0,56	0,76	1,60	5,01	0,089	0,044	0,259	1,430	1,822
<i>Labidocera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Temora</i>	0,11	0,30	0,37	0,06	0,74	0,024	0,034	0,272	0,122	0,452
<i>Acartia</i>	0,10	0,23	0,20	0,05	0,48	0,020	0,030	0,206	0,105	0,361
<i>Scolecithrix</i>	0	0	0	0,01	0,01	0	0	0	0,042	0,042
<i>Pleuromamma</i>	0,03	0,09	0,09	0,05	0,46	0,005	0,026	0,104	0,410	0,545
Итого	2,82	1,38	1,91	1,93	8,04	0,246	0,227	1,890	4,713	7,094
Хищники										
<i>Euchaeta</i>	0,01	0,02	0,07	0,01	0,11	0,008	0,037	0,024	0,020	0,089
<i>Oithona</i>	0,91	0,95	1,37	1,97	5,20	0,028	0,068	0,328	1,133	1,557
<i>Oncaea</i>	0,10	0,20	0,15	0,43	0,88	0,009	0,024	0,024	0,859	0,916
<i>Macrosetella</i>	0,01	0,09	0,03	0,53	0,66	0,018	0,048	0,234	1,064	1,364
Итого	1,03	1,26	1,62	2,94	6,85	0,063	0,177	0,610	3,076	3,929
Всего	3,85	2,64	3,53	4,87	14,89	0,327	0,404	2,500	7,789	11,020
% стадий	25,8	17,7	23,7	32,8	100	3,0	3,7	22,7	70,6	100
φ/х*	2,7	1,0	1,2	0,6	1,2	4,2	1,3	3,1	1,1	1,8

Февраль 1987 г. Фитофаги и энтрифати											
<i>Undimila</i>	0,08	0,17	0,02	0,35	0,023	0,046	0,676	0,557	1,302		
<i>Clausocalanus</i>	1,21	3,21	0,72	6,05	0,037	0,122	0,241	1,644	2,044		
<i>Labidocera</i>	0	0	0,01	0,06	0	0	0,014	0,155	0,169		
<i>Temora</i>	0,03	0,26	0,12	0,64	0,003	0,021	0,400	0,260	0,684		
<i>Acartia</i>	0,03	0,12	0,11	0,38	0,002	0,010	0,213	0,207	0,432		
<i>Scolecithrix</i>	0	0	0,01	0,01	0	0	0	0,004	0,004		
<i>Pleuromamma</i>	0,17	0,78	0,06	1,08	0,015	0,066	0,272	1,028	1,381		
Итого	1,52	4,45	1,05	8,57	0,080	0,265	1,816	3,755	6,016		
Хищники											
<i>Euchaeta</i>	0,06	0,07	0,01	0,28	0,052	0,025	0,051	0,492	0,845		
<i>Oithona</i>	0,33	1,84	1,75	5,23	0,005	0,143	0,426	1,169	2,343		
<i>Oncaea</i>	1,05	0,86	0,54	2,73	0,049	0,028	0,089	0,482	0,648		
<i>Macrosetella</i>	0	0,12	0,16	0,31	0	0,016	0,009	0,202	0,227		
Итого	1,44	2,89	2,46	8,55	0,109	0,212	0,575	2,945	3,838		
Всего	2,96	7,34	3,51	17,13	0,186	0,477	2,391	6,800	9,854		
% стадий	17,3	42,8	20,5	100	1,9	4,8	24,3	69,0	100		
ф/х	1,0	0,6	0,4	1,0	0,7	1,2	3,1	1,3	1,6		

* В этой и последующих таблицах ф/х – отношение фитофагов и энтрифагов к хищникам.

Т а б л и ц а 35. Средние численность и биомасса *Copepoda* различных родов и возрастных стадий в северо-восточной части Индийского океана

Род	Численность, тыс. экз. м ⁻³				Всего Cope- poda	Биомасса, мг·м ⁻³				Всего Cope- poda
	Ova	Nauplii		Copepo- dites		Ova	Nauplii		Copepodites	
		млад- шие	стар- шие				млад- шие	стар- шие		
Февраль 1983 г. Фитофаги и эврифаги										
<i>Undinula</i>	0,31	0,16	0,22	0,09	0,68	0,036	0,059	0,436	0,790	1,321
<i>Clausocalanus</i>	1,31	2,62	1,03	0,69	5,65	0,40	0,079	0,299	1,842	2,260
<i>Labidocera</i>	0	0	0,01	0,01	0,02	0	0	0,009	0,009	0,018
<i>Temora</i>	0,06	0,24	0,29	0,10	0,69	0,026	0,026	0,212	0,40	0,404
<i>Acartia</i>	0,04	0,10	0,11	0,05	0,30	0,015	0,010	0,105	0,105	0,235
<i>Scolecithrix</i>	0	0	0	0,03	0,03	00,027	0	0	0,199	0,199
<i>Pleuromamma</i>	0,10	0,08	0,12	0,03	0,3	0,144	0,180	0,241	0,385	0,806
Итого	1,72	3,20	1,78	1,0	7,67		0,354	1,302	3,443	5,243
Хищники										
<i>Euchaeta</i>	0,02	0,08	0,15	0,02	0,27	0,030	0,100	0,117	0,129	0,376
<i>Oithona</i>	1,50	1,03	0,75	0,87	4,15	0,025	0,077	0,437	1,894	2,433
<i>Oncaea</i>	0,14	0,22	0,11	0,49	0,96	0,043	0,019	0,038	0,784	0,884
<i>Macrosetella</i>	0	0,05	0,01	0,16	0,22	0	0,004	0,003	0,577	0,584
Итого	1,66	1,38	1,02	1,54	5,6	0,098	0,200	0,595	3,384	4,277
Всего	3,38	4,58	2,80	2,54	13,27	0,242	0,554	1,897	6,827	9,520
% стадий	25,4	34,5	21,0	19,1	100	2,6	5,8	19,9	71,7	100
ф/х	1,0	2,3	1,7	0,6	1,4	1,5	1,8	2,2	1,0	1,2

Март 1987 г. Фитофаги и энрифаги											
<i>Undinula</i>	0,23	1,26	0,09	0,07	1,65	0,020	0,109	0,205	0,394	0,728	
<i>Clausocalanus</i>	2,35	5,79	1,08	0,97	10,19	0,105	0,269	0,373	2,65	3,402	
<i>Labidocera</i>	0	0	0	0,02	0,02	0	0	0	0,066	0,066	
<i>Temora</i>	0,10	0,59	0,38	0,21	1,29	0,003	0,062	0,290	0,406	0,761	
<i>Acartia</i>	0,02	0,40	0,20	0,12	0,74	0,001	0,060	0,201	0,300	0,562	
<i>Scolecithrix</i>	0	0	0	0,01	0,01	0	0	0	0,061	0,061	
<i>Pleuromamma</i>	0,05	0,01	0,08	0,04	0,18	0,002	0,002	0,050	0,597	0,651	
Итого	2,75	8,05	1,83	1,44	14,08	0,131	0,502	1,119	4,479	6,231	
Хищники											
<i>Euchaeta</i>	0,01	0,10	0,02	0,11	0,24	0,001	0,033	0,032	0,939	1,005	
<i>Oithona</i>	0,33	2,28	1,15	1,46	5,22	0,008	0,120	1,413	1,712	2,262	
<i>Oncaea</i>	1,70	1,73	0,57	0,55	4,55	0,071	0,047	0,175	1,007	1,305	
<i>Macrosetella</i>	0,02	0,08	0,06	0,13	0,29	0,048	0,003	0,017	0,376	0,444	
Итого	2,06	4,19	1,80	2,25	10,30	0,133	0,212	0,637	4,034	5,016	
Всего	4,81	12,24	3,63	3,69	24,38	0,246	0,714	1,756	8,513	11,247	
% стадий	19,6	49,6	15,9	14,9	100	2,4	6,3	15,6	75,7	100	
ф/х	1,3	1,9	1,02	0,6	1,4	1,0	2,4	1,8	1,1	1,2	

яиц и младших науплиусов в течение суток имели четко выраженную ритмичность. В первые сутки у тех и других три максимума (6, 12 и 18 ч) и два минимума (9 и 15 ч), во вторые – у яиц три максимума (6, 12 и 21 ч), а у науплиусов два (9 и 21 ч). Минимальные значения отмечены в 9 и 18 ч.

Распределение яиц *Undinula* схоже с распределением предыдущего рода. Максимальные показатели (6 тыс. экз. \cdot м⁻³) находились в слое термоклина. В первые и вторые сутки отмечено по два максимума, несколько расходящихся во времени (в первые – в 6 и 18 ч, во вторые – в 9 и 0 ч). Если учесть, что максимум численности фитопланктона в первые сутки приходился на 18 ч, а во вторые – на 24 ч, то можно сказать, что активное размножение фитофагов совпадало по времени с интенсивным развитием фитопланктона.

Яйца Cyclopoida распределены довольно равномерно в слое температурного скачка с тремя повышениями (до 1,5 тыс. экз. \cdot м⁻³) в сутки (3, 12–15 и 21 ч).

Из изложенного следует, что максимальное количество яиц веслоногие ракообразные откладывают в основном в слое температурного скачка. В динамически активных зонах показатели очень высоки и варьируют и по районам, и по времени. Так, у *Undinula* в юго-западной части Индийского океана, в 1983 и 1987 гг. максимальные значения численности чуть превышали 1 тыс. экз. \cdot м⁻³, у *Clausocalanus* колебались от 3 до 5 тыс. экз. \cdot м⁻³, а у *Oithona* различались почти в 20 раз (в 1983 г. – 2 тыс. экз. \cdot м⁻³, в 1987 г. – 40 тыс. экз. \cdot м⁻³). В северо-восточной части у *Undinula* в 1983 и 1987 гг. максимумы составляли 5–6 тыс. экз. \cdot м⁻³, у *Oithona* – около 3 тыс. экз. \cdot м⁻³, а у *Clausocalanus* максимумы различались в 5 раз: 6 тыс. экз. \cdot м⁻³ в 1983 г. и 30 тыс. экз. \cdot м⁻³ в 1987 г.

Хорошим показателем трофического состояния системы является отношение плодovitости фитофагов (совместно с эврифагами) к плодovitости хищников. Величины кладок могут также служить подобным показателем. На всех суточных станциях по соотношению яиц в сумме с малоподвижными младшими науплиусами (I–II стадии) преобладало размножение фитофагов, выметывающих яйца в воду (табл. 34, 35). В северо-восточной части такое преобладание наиболее выражено.

10.6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя изложенное, можно заключить, что в период исследований видовой состав микрозоопланктона был представлен типичными океаническими и дальненеритическими видами Protozoa, яйцами и возрастными стадиями мелких и крупных Соперода и взрослыми особями мелких видов Соперода. Невысокая численность Protozoa (2 тыс. экз. \cdot м⁻³ на I полигоне, 3,1 тыс. экз. \cdot м⁻³ – на II полигоне) и прочих организмов (280 – 460 экз. \cdot м⁻³) существенно отражается на показателях микрозоопланктона, составляя до 30% его суммарной биомассы.

Доминирующие Sarcodina составляли 82% на I полигоне, 71% – на II полигоне от суммарной численности Protozoa (1,3 и 3,8 тыс. экз. \cdot м⁻³). Tintinnidae, несмотря на видовое разнообразие (45 видов), составляли небольшую часть Protozoa (15 и 27 %).

Основу микрозоопланктона составляли рачки отряда Соперода, достигающие 76–97% численности и 38–52% биомассы суммарного микрозоопланктона. Науплиальные стадии были самой многочисленной возрастной группой (7–16 тыс. экз. \cdot м⁻³), достигая 41–65% численности всех Соперода (13,3–24,4 тыс. экз. \cdot м⁻³). Обилие яиц (от 3 до 5 тыс. экз. \cdot м⁻³), особенно в северо-восточной части океана в 1987 г., свидетельствует об интенсивном размножении Соперода.

Пространственное распределение отдельных таксонов и возрастных групп микрозоопланктона в разных районах неодинаково: в юго-западной части чаще равномерное или близкое к случайному пуассоновскому, в северо-восточной – приближается к агрегированному, особенно в квазиоднородном слое и слое температурного скачка.

Численность суммарного микрозоопланктона в слое 0–100 м суточных станций, наибольшая в Северной Экваториальной Дивергенции, в 1987 г. составила 40,2 тыс. экз. \cdot м⁻³ при биомассе 40,9 мг \cdot м⁻³. В 1983 г. эти показатели были в 1,5–2,5 раза ниже. Количество суммарного микрозоопланктона в Южной Субэкваториальной Диверген-

ции ниже по значениям и мало отличалось по годам (20,3 тыс. экз. \cdot м⁻³ и 26,0 мг \cdot м⁻³ в 1983 г.; 23,1 тыс. экз. \cdot м⁻³ и 25,0 мг \cdot м⁻³ в 1987 г.).

Основная масса организмов концентрировалась в слое термоклина, особенно в слое максимальной плотности (40–55 м), в виде пятен-скопления, возникающих с различной периодичностью (от 6 до 12 ч). Плотность организмов в таких скоплениях очень высокая (от 50 до 100 тыс. экз. \cdot м⁻³ при биомассе 70–100 мг \cdot м⁻³).

Суточная динамика суммарного микрозоопланктона выражена слабо. В суточных изменениях отдельных возрастных групп отмечена 6-, 9- и 12- часовая ритмичность, наиболее четко выраженная в слое термоклина. В различных плотностных слоях водных масс с малой динамической активностью у Copepoda отмечается синхронность ритмических колебаний. В динамически активных водах происходит смещение максимумов и минимумов относительно различных слоев.

Количество яиц Copepoda в планктоне – очень вариабельный показатель – достигает высоких значений (более 40 тыс. экз. \cdot м⁻³) в узких слоях максимального концентрирования с ритмичностью 6, 9, 12 ч. Как правило, максимумы численности яиц совпадают с максимумами нахождения фитопланктона.

В период исследований в юго-западной части океана происходило массовое размножение мелких Calanoida, объединенных в группу *Clausocalanus*. Из крупных Copepoda размножались *Undinula* и *Pleuromamma*, из Cyclopoida – *Oithona* и *Oncaea*. В северо-восточной части в основном размножение отмечено у *Undinula*, *Clausocalanus*, *Temora*, *Acartia*, *Oithona*, *Oncaea*.

На суточных станциях, выполненных в дивергентных водах, преобладало размножение мелких фитофагов и эврифагов, выметывающих яйца в воду и обладающих быстрым реагированием на улучшение пищевых условий увеличением скорости размножения. Соотношение суммы яиц и младших науплиусов фитофагов и эврифагов с хищниками – в пользу первых и особенно высоко в Северной Экваториальной Дивергенции в 1987 г., что указывает на активность динамических, а, следовательно, и продукционных процессов в этих водах.

У фитофагов и эврифагов в водах с плотностной стратификацией определена суточная ритмичность откладки яиц. У крупных Copepoda (*Undinula*) отмечены два максимума численности яиц, у мелких видов – три.

Таким образом, утверждение, что максимальные скопления организмов в слоях раздела водных масс определяют обилие и картину распределения их количества в верхнем 100-метровом слое, вполне согласуется с нашими данными. Интенсивное размножение копепоид фитофагов и эврифагов происходит именно в слое максимальной плотности и существенно зависит от динамической активности водных масс. Размножение хищников, происходящее во всей 100-метровой толще, наиболее интенсивно в районах скопления фитофагов и эврифагов.

ОСНОВНОЙ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН У МАССОВЫХ ВИДОВ КОПЕПОД

11.1. ВВЕДЕНИЕ

Энергетическое направление, являющееся одним из ведущих в современной гидро-биологии, имеет своей целью тщательное изучение всех сторон энергетического баланса живых организмов в сообществах, т. е. соотношения потребления энергии, её аккумуляции и расхода. Для понимания функционирования морских сообществ особенно важно оценить роль низших трофических уровней пищевой сети, так как именно здесь образуется большая часть вещества, и формируются дальнейшие пути трансформации энергии.

Веслоногие ракообразные - одни из самых многочисленных представителей низших гетеротрофных уровней в морских экосистемах, что и определяет важность изучения энергетического баланса данной группы животных. При этом наибольшее затруднение вызывает определение энергетического обмена, в результате которого энергия теряется для продукционного процесса.

Классификация уровней метаболизма применительно к мелким зоопланктонам заимствована из физиологии более крупных гидробионтов: рыб, моллюсков, высших ракообразных. По аналогии с этими животными у мелких водных беспозвоночных различают основной обмен, который характеризует минимальные энергетические затраты на поддержание нормальных жизненных функций и измеряется у неподвижных голодных животных. При этом не должны исключаться затраты на дыхательные движения и работу внутренних органов. Основной обмен определяет, таким образом, и уровень минимальных пищевых потребностей организма. Выделяют также стандартный обмен, который соответствует энергетическим тратам животного в малоподвижном состоянии, ограниченном стандартными условиями опыта. Активный обмен характеризует энергетические затраты животных на движение. Общий обмен представляет собой сумму основного и активного обмена.

Энергетические расходы на дыхание у копепод традиционно оцениваются величинами стандартного обмена, при определении которого снижение двигательной активности животных достигается уменьшением объема респирометра. Стандартный обмен копепод в практике гидробиологических расчетов часто полагают равным основному (считая незначительной спонтанную подвижность таких мелких объектов) либо общему обмену, допуская, что затраты на активное плавание полностью учтены.

Для веслоногих рачков характерен, как известно, резко нестационарный режим плавания, т. е. постоянно меняющаяся с высокой частотой скорость, ускорение и направление движения. Большое разнообразие условий проведения измерений и вызванная этим различная двигательная активность копепод в эксперименте, оцениваемая лишь качественно и зачастую субъективно, делают трудно сопоставимыми результаты различных исследований. Этим вызвана необходимость привлечения для анализа результатов очень большого числа опытов, так как данные всегда имеют значительный разброс.

Наиболее простым способом устранения плохой воспроизводимости результатов опытов по измерению энергетических затрат на дыхание гидробионтов представляется использование в экспериментах неподвижных организмов, т. е. измерение основного энергетического обмена. Основной обмен является самым консервативным уровнем энергетического обмена, его величины должны быть мало вариабельными и поэтому удобными для сравнения (Ивлев, 1959). Нельзя ожидать, чтобы в течение 3 - 4 ч экспозиции взрослые веслоногие рачки в нормальном физиологическом состоянии оставались неподвижными. Это им не свойственно, в отличие, например, от закапывающихся в песок креветок (Egusa, 1961; Lawrence et al., 1986) или изопод (Хмелева, 1973). Для оценки уровня основного обмена у животных с резко нестационарным режимом плава-

ния крайне сложно также применить метод экстраполяции к нулевой скорости, используемый для рыб и креветок, у которых имеется отрицательный реотаксис (Sproog, 1946; Ивлев, 1963.). Поэтому наиболее простым и удобным способом обездвиживания гидробионтов является наркотизация. С этой целью широкое применение получил уретан (этиловый эфир карбаминовой кислоты), используемый различными исследователями для обездвиживания изопод, креветок (Fox, Simmonds, 1933), рыб (Белокопытин, 1973), копепод, остракод, гребневиков, сагитт (Павлова, Минкина, 1982а, б, 1987; Минкина, 1988) и кладоцер (Филлипова и др., 1984; Постнов, Филипова, 1988). Имеются работы, в которых в качестве наркотика был использован насыщенный раствор эфира для артемий (Grainger, 1958, цит. по Хмелевой, 1973) и пестицид дилдрин для креветок (Lawrence et al., 1986).

В 23-м рейсе НИС “Профессор Водяницкий” были выполнены опыты с представителями 20 массовых видов копепод тропической части Индийского океана с целью определения концентраций уретана, достаточных для обездвиживания рачков, и предельного времени содержания в растворе наркотика, обеспечивающего обратимость физиологических функций животных при пересадке в чистую воду. У этих же видов копепод затем был измерен основной обмен.

11.2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Животных для экспериментов вылавливали гипонейстными сетями с поверхности и глубины 5 м, а также планктонными сетями ДЖОМ, оборудованными мельничным газом № 49 и 23, при вертикальных ловах - с глубин 100, 150 и 200 м. Скорость подъема сетей не превышала 0,3 м·с⁻¹. Вода отбиралась с поверхности ведром, с нужного горизонта по вертикали - из 20-литрового батометра и фильтровалась методом обратной фильтрации через нуклеопоровые фильтры с диаметром пор 0,46 и 1,1 мкм¹⁾. Животные, подготовленные для опытов, переносили в сосуды с фильтрованной водой, где они находились не менее 1 ч для освобождения кишечника. Температура в лаборатории и воды в опытах поддерживалась равной 23°C и соответствовала температуре поверхностного слоя в море. Сбор материала, как правило, осуществлялся в вечернее и ночное время, когда основная масса планктона концентрировалась в поверхностном слое. Мигранты, пойманные из более глубоких слоев, акклиматизировались к лабораторным условиям не менее 6 ч.

Исследованные виды копепод были отнесены к трем группам, которые различали по характеру вертикального распределения организмов в море и степени двигательной активности (Петипа, 1986 б). К первой группе видов принадлежали животные, постоянно обитающие основной массой в одних и тех же слоях: приповерхностные (0 - 10 м) немигрирующие - *Pontella fera* Dana, *Pontellina plumata* Dana, *Labidocera acutifrons* и практически немигрирующие или очень слабо мигрирующие - *Undinula darwini* Lubbock, *U. vulgaris* Dana (0 - 150 м), *Eucalanus attenuatus* Dana, *E. pseudoattenuatus* Sewell, *Rhincalanus nasutus* Giesbrecht (50 - 200 м), *Acrocalanus longicornis* Claus (0 - 50 м), *Oncaea venusta* Philippi (0 - 200 м), *Temora stylifera* Dana (50 - 100 м), *Scolecithrix danae* Lubbock (0 - 150 м). Ко второй группе можно отнести копепод, совершающих регулярные, но небольшие по амплитуде миграции в 200-метровой толще: *Euchaeta marina* Prestan-drea, *E. wolfendeni* A.Scott, *Candacia pachydactyla* Dana, *Calanus gracilis* Dana. Активные мигранты, в основном крупные виды, обитающие в 500 - 700 -метровой толще вод, составляют третью группу: *Euchirella bella* Giesbrecht (50 - 300 м), *Pleuromamma xiphius* Giesbrecht (50- 500 м) и *Gaussia princeps* T. Scott (0 - 700 м).

Методика наркотизации. В качестве наркотизирующего вещества использовался уретан (C₃H₇O₂) как наиболее мягкодействующий и не угнетающий процессы дыхания в связи с наличием в его молекуле амидогруппы. Методика наркотизации была ранее отработана на черноморских веслоногих рачках *Acartia clausi* Giesbrecht, *Calanus helgo-*

¹ Все эксперименты выполнены совместно с Е. В. Павловой

landicus Claus и *Anomalocera patersoni* Templeton (Павлова, Минкина, 1982а, 1987). Были определены эффективные концентрации уретана, при которых организмы обезбуживались на достаточное для экспериментов время с последующим (после прекращения действия наркоза) полным восстановлением поведенческих реакций. Для черноморских копепод эффективная концентрация уретана при 14 °С составила 7 г · л⁻¹, а предельное время пребывания в растворе наркотика не превышало 6 ч (Павлова, 1987; Pavlova, 2006).

Рачков выдерживали в растворе уретана 4 ч и пересаживали в чистую фильтрованную воду. Критерием выбора концентрации уретана считалось быстрое возобновление свойственного виду характера двигательной активности. О действии уретана судили по степени выживания организмов, т. е. по количеству двигающихся после прекращения наркоза особей, скорости и характеру восстановления двигательной активности (рис. 116).

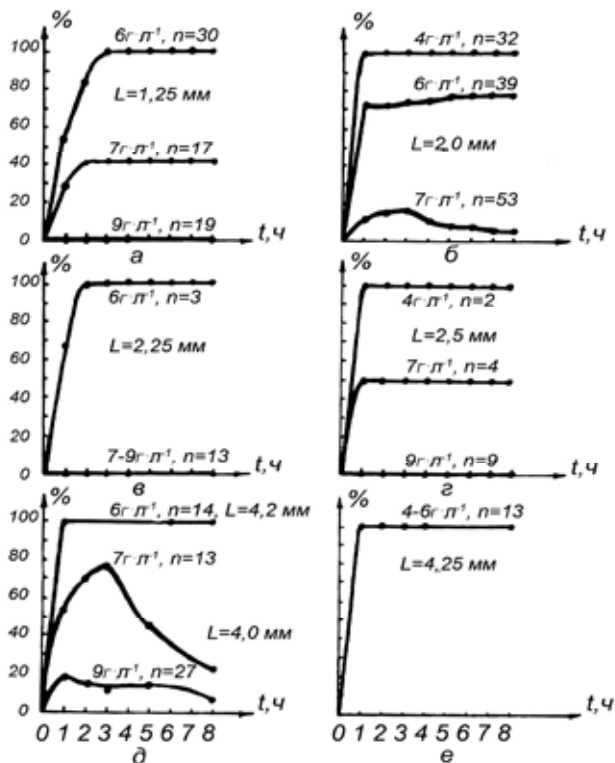


Рис. 116. Определение концентрации уретана для измерений основного обмена копепод (23 °С).

По оси ординат - процент подвижных особей в морской воде после 4 ч пребывания в уретане. На графике приводятся предшествующая концентрация наркотика, число особей в опыте (n) и их средний размер (L); а – *Oncaea venusta*, концентрация уретана 5–6 г · л⁻¹; б – *Scolecithrix danae*, 4 г · л⁻¹; в – *Candacia pachydactyla*, 6 г · л⁻¹; г – *Euchaeta marina*, 4–6 г · л⁻¹; д – *Calanus gracilis*, 6 г · л⁻¹; е – *Eucalanus attenuatus*, 5–6 г · л⁻¹.

Известно, что эффективные дозы уретана не одинаковы для различных групп гидробионтов, связаны с размерами животных и температурой (Белокопытин, 1973). Изоподы *Idotera neglecta* и *Asseles aquaticus* при 20°C обездвигивались 2%-м раствором (Fox, Simmonds, 1933), различные виды рыб - при концентрации уретана от 1,5 до 7 гл⁻¹ (Белокопытин, 1973), сагитты и гребневики при 14°C - дозой 8 гл⁻¹ (Павлова, Минкина, 1982 а,б, 1987; Павлова, 1987), дафнии при 20° С - 1%-м раствором уретана (Постнов, Филиппова, 1988).

При 23°C эффективные концентрации наркотика оказались у индоокеанских copepod немного меньшими, чем при 14°C у черноморских. Мелкие рачки обездвигивались в более насыщенных растворах уретана (5 - 7 гл⁻¹), более крупные – в менее (4-6 гл⁻¹). Вероятно, это связано с тем, что мелкие организмы имеют большую удельную поверхность тела.

Описание измерительной установки. Методика измерения основного обмена.

Количество потребляемого за время опыта кислорода определялось полярографическим методом с помощью платиново-хлор-серебряных закрытых электродных систем типа Кларка. Кислородные датчики подключались к кислородомерам КЛ-115 с цифровой индикацией, показания которых непрерывно регистрировались на ленте трехканального самописца КСП-4. Кислородомер КЛ-115 в настоящее время используется в гидробиологических исследованиях (Пасичный, 1988). Применение заводского прибора с гарантированными характеристиками, а также возможность вывода показаний на самописец позволили повысить надежность измерений по сравнению с возможностями ранее использовавшейся нами установки на базе оксиметра Белоиваненко (Минкина, Павлова, 1986). В качестве респирометров использовались стеклянные сосуды объемом 22, 42 и 122 мл, которые герметично закрывались резиновыми пробками с вмонтированными датчиками парциального давления кислорода. Перемешивание воды в респирометрах обеспечивала качалка, которая совершала 150 качаний в минуту с амплитудой 3 - 4 см. Датчики калибровались по методу Винклера, пробы титровались с помощью бюретки с ценой деления 0,02 мл.

Рассчитаем по формуле для закрытых электродных систем типа Кларка (Зеленский, 1986) чувствительность использовавшихся датчиков конструкции Белоиваненко:

$$S = \frac{ZFA_m P_m}{l}, \quad (24)$$

где S — чувствительность датчика, А л моль O₂⁻¹; $F = 96486$ А · с · моль⁻¹ - число Фарадея; $l = 5$ мкм - толщина тефлоновой мембраны; $A_m = 0,2826$ см² - площадь окна мембраны диаметром 6 мм; $Z = 4$; P_m - коэффициент проницаемости для кислорода полимерной мембраны, который у тефлона меняется в пределах $(4,3 - 7,8) \cdot 10^{-8}$ см³ · см⁻¹ · с⁻¹ · атм⁻¹ = 58,43 - 160,08 мл O₂ · с⁻¹ · см⁻¹ (Зеленский, 1986, приложение 9). Тогда $S = 4-7,22$ мА · мл · мг⁻¹ · O₂. Измеренная суммарная чувствительность установки в наших опытах при 23°C при различных калибровках датчиков изменялась в пределах 5,68 - 12,05 деления шкалы кислородомера на 1 мг O₂ · мл⁻¹ или 30 - 80 мА · мл · мг⁻¹ O₂, т. е. сигнал датчика на порядок усиливается КЛ-115, что повышает общую чувствительность установки.

Флуктуация показаний датчиков на ленте самописца, вызываемая “барабанным эффектом” (колебаниями мембраны под влиянием внешних механических воздействии, сотрясения ячейки и т. п.), в наших измерениях не превышала ±0,3 см, что соответствовало стабильности показаний ± (0,15 - 0,18) мг O₂ · л⁻¹. Непрерывная регистрации показаний в опыте и контроле позволяла легко сглаживать эти флуктуации и температурный дрейф, который для диапазона температур 22-33°C не превышал ±3% тока насыщения на 1°C. Тогда погрешность наших измерений, соответствующая 0,05 деления шкалы КЛ-115, для различных калибровок датчиков не превышала ± 0,004 мг O₂ · л⁻¹.

В качестве меры инерционности полярографической ячейки принято использовать интервал времени, необходимый для достижения 95 % максимального отклонения тока, наблюдаемого при перенесении датчика из раствора, насыщенного воздухом, в раствор

с нулевым содержанием кислорода (t_{05}), а также постоянную времени τ , равную интервалу времени, за который исходное значение тока уменьшится в 2,71 раза. Если величина тока снижается по экспоненте, то $t_{05} = 3\tau$, и постоянная времени характеризует максимальную допустимую частоту снятия показаний, обусловленную инерционностью датчика. При 23°C в различных калибровках используемые нами датчики имели $t_{05} = 30-45$ мин, или $\tau = 10-15$ мин. Таким образом, время установления показаний в наших экспериментах составляло 10-15 мин.

Основной обмен измеряли по истечении одночасового пребывания животных в растворе уретана, пока все особи не переставали двигаться и опускались на дно сосуда. В зависимости от объема респирометра и размера рачков в опыте использовали от 2 до 100 особей. Содержание кислорода в респирометрах к началу опытов было не меньше $6 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$, конечное - не меньше $4 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$. После эксперимента животных пересаживали в воду без наркотика до восстановления двигательной активности, пересчитывали, измеряли длину тела. На берегу для определения сухой массы фиксированные формалином образцы промывали в дистиллированной воде, высушивали до постоянной массы в термостате при 60°C и взвешивали на микроаналитических весах WLA-1 г.

В тексте главы постоянно используются следующие обозначения: L - длина тела рачков, мм; W_1 и W_2 - сырая и сухая массы тела, мг; W_c - содержание углерода в теле, мкг; W_e - энергетический эквивалент массы тела, мкал; R , $R_{осн}$, $R_{см}$, $R_{общ}$ - скорость потребления кислорода, основной, стандартный и общий обмен соответственно, $\text{мкг O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; $R_{осн}/W_2$, $R_{см}/W_2$ - удельные основной и стандартный обмен, $\text{мкг O}_2 \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; R/W_2 - интенсивность дыхания интактных животных, $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; R_e/W_e - скорость дыхания в энергетических единицах, $\text{мкал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; R_e/W_e - суточные затраты на дыхание в % от энергетического эквивалента массы тела, $\% \cdot \text{сут}^{-1}$; n - размер выборки или количество рачков в опыте; r - коэффициент корреляции; S - средняя квадратичная ошибка; t - время, ч; t° - температура, °C; N_I , N_{II} - науплиусы и номер стадии развития; C_I , C_{II} - копепоиды и номер стадии; ad. - взрослая самка.

Все величины дыхания, взятые из литературных источников, пересчитаны в удельных величинах по отношению к сухой массе тела животных. При этом принимали, что у копепод в среднем $W_2 = 20\% W_1$, у дафний - 8 % (Балушкина, Винберг, 1979), у изоподы *Idotea baltica basteri* (Audouin) - 27 % (Ивлева, 1981, табл. 11), у креветки *Penaeus japonicus* Bate - 23,3 % (Ивлева, 1981, табл. 11). При приведении литературных и собственных величин скорости дыхания гидробионтов к различным температурам использовали значения коэффициента Q_{10} , равные 2,15; 2,12 и 2,08 для интервалов температур 15-20, 20-25 и 25-30°C соответственно (Ивлева, 1981). В расчетах калорийности массы тела рачков были использованы уравнения связи длины тела копепод с содержанием углерода в теле, полученных Т.С. Петипа и Е.В. Поповой (см. гл. 13): 1 мкг углерода принимали эквивалентным 9,361 Мкал.

Величины потребления кислорода интактными рачками в растворе уретана рассчитывались по разнице концентрации кислорода с интервалом 15 мин. Всего получено 45 кривых динамики дыхания наркотизированных копепод.

Используя методику наркотизации для измерения основного обмена черноморских планктонтов, мы столкнулись с тем, что величины дыхания интактных животных имеют значительный разброс, который уже не мог быть отнесен за счет различной двигательной активности организмов в эксперименте (Павлова, Минкина, 1982 б; Павлова, Минкина, 1986). Разброс данных был связан с тем, что измерения выполнялись только в конце экспозиции, и результаты являлись средними величинами дыхания неподвижных животных за суммарное время прохождения качественно разных фаз процесса акклимации рачков к уретану. Такие опыты мы называли интегральными. Всего было поставлено 56 интегральных опытов. Средние за время экспозиции величины дыхания наркотизированных животных имеют значительный разброс, как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения. Пояснить этот факт удалось с помощью анализа кривых динамики дыхания интактных организмов.

Кривые динамики дыхания обездвиженных уретаном веслоногих рачков имеют колебательный характер. Такой характер изменения физиологических функций как внешнее проявление акклимации гидробионтов к действию различных внешних факторов - температуры, солёности, токсикантов, условий опытов - отмечали многие исследователи (Marshall et al., 1935; Пасынский, 1957; Marshall, 1972; Ikeda, 1977; Грудницкий, 1980; Самышев и др., 1980; Ивлева, 1981; Хлебович, 1981; Lawrence et al., 1986; Самышев, 1991; Минкина, Павлова, 1995; Минкина, Кемп, 1999; Samyshev, 2002; Минкина и др., 2006; Минкина, 2007). Процесс акклимации характеризуется колебательным режимом изменения функции, специфическим временем развития, а также обратимостью в случае возвращения животных в исходные условия (Хлебович, 1981). В результате акклимации первоначально отклонившиеся под внешним воздействием



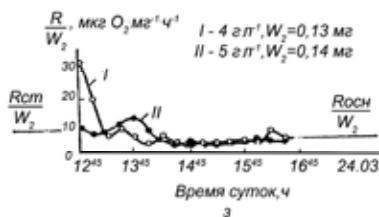
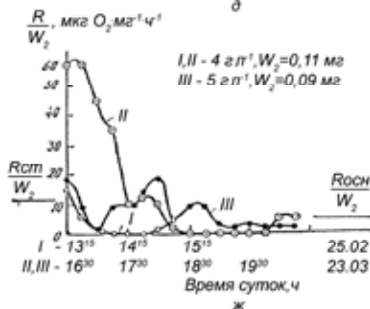
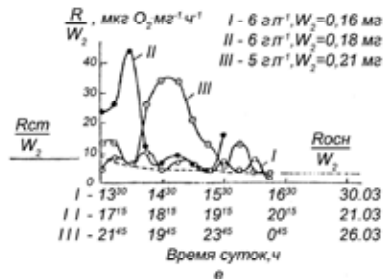
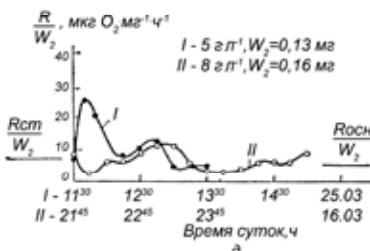
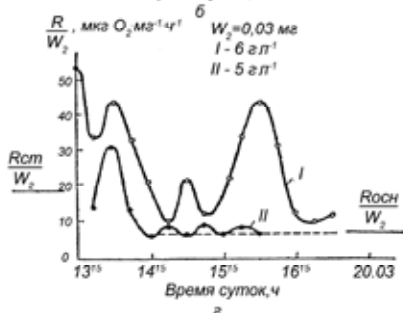
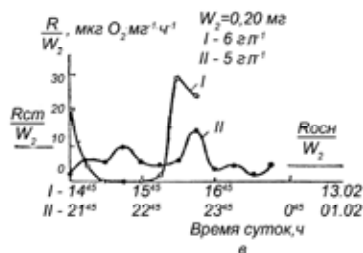
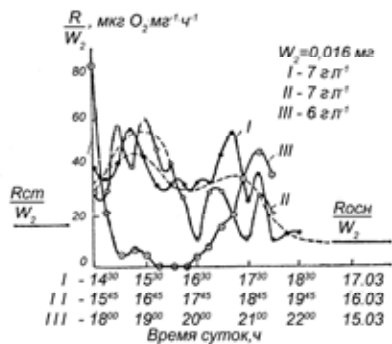
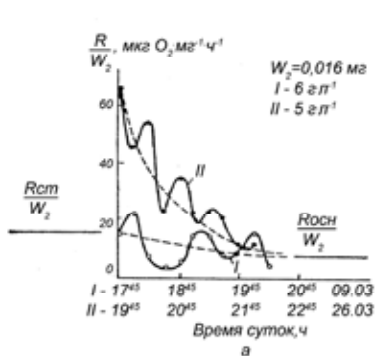
Рис. 117. Типы начального реагирования физиологических функций организмов при внешнем воздействии (Грудницкий, 1980, Пасынский, 1957):

А – избыточное реагирование; Б, В – простой экспоненциальный переход к новому уровню; Г – ложный старт

го реагирования может быть трех типов (рис. 117). Первый тип - избыточное реагирование (или реагирование с переулесом, превышение, фальстарт, перерегулирование, овершут по терминологии различных авторов). Согласно представлениям о переходных процессах энергетического обмена (Пасынский, 1957; Грудницкий, 1980), такая ситуация возникает при большом по амплитуде и достаточно быстром изменении внешнего фактора. Следующий тип начального реагирования - экспоненциальный колебательный переход на новый уровень при малом и медленном изменении внешнего фактора. Третий тип - ложный старт (понижение, андершут). Появление ложного старта в фазе начального реагирования связано с практически предельно высоким начальным уровнем устойчивого состояния организма. Таким образом, размеры, получаемые в интегральных опытах, определяются типом начального реагирования организмов на уретан, амплитудой колебаний и специфическим временем развития акклимации. Мгновенные изменения интенсивности дыхания наркотизированных животных могут быть и меньше установившегося, теоретически самого консервативного, уровня основного обмена. Следовательно, за уровень основного обмена нужно принимать установившийся уровень на участке кривых динамики дыхания обездвиженных наркотом животных, соответствующем третьей фазе процесса акклимации к уретану.

11.3. ДИНАМИКА ДЫХАНИЯ У НАРКОТИЗИРОВАННЫХ КОПЕПОД

Колебательный характер кривых акклимации животных и существование трех перечисленных типов начального реагирования на воздействие внешних факторов объясняют различия динамики дыхания интактных копепоид одной видовой принадлежности, одинаковых размеров и в идентичных экспериментальных условиях (рис. 118). Кривые динамики дыхания наркотизированных рачков большей частью относились ко второму типу - экспоненциальному колебательному переходу к уровню основного обмена (рис. 118, а, I; в, II; г, II; д, II; е, I; з, II; и, I; к, I, II). Начальный уровень общего обмена до опытов соответствует стандартному. Размах колебаний интенсивности дыхания невелик



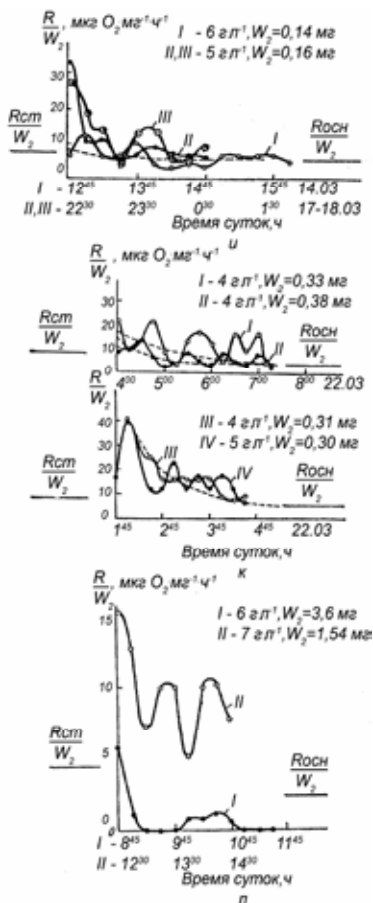


Рис. 118. Примеры кривых динамики интенсивности дыхания наркотизированных уретаном копепод, полученные в феврале-марте 1987 г.

Температура в опытах 23°C . Приводятся концентрации уретана и сухая масса 1 экз. (W_2). Показаны средний уровень стандартного обмена (Сушня, 1972, Ивлева, 1981) и установившийся уровень, соответствующий основному обмену: а - *Oncaea venusta*; б - *Acrocalanus longicornis*; в - *Pontella fera*; г - *Temora discaudata*; д - *Undinula vulgaris*; е - *Eucalanus attenuatus*; ж - *Rhincalanus nasutus*; з - *Scolecithrix danae*; и - *Euchaeta marina*; к - *Pleuromamma xiphias*; л - *Gaussia princeps*

(табл. 36). Время установления основного обмена наименьшее: 2 - 3 ч. Средние за время экспозиции величины скорости потребления кислорода не более, чем в 2 - 3 раза превышают основной обмен.

Следующий тип начального реагирования - избыточное реагирование (рис. 118, а, II; б, I, II; г, I; д, I; е, II, III; з, I; и, II, III; к, III, IV; л, II). На этих кривых можно наблюдать 4 - 5-кратное превышение стандартного обмена начальным уровнем скорости потребления кислорода в течение интервала времени от 15 мин до 1 ч. Наличие избыточного реагирования удлиняло время установления основного обмена до 3,5 - 4 ч. Размах колебаний обычно не превышал десятикратный, но в некоторых опытах достигал и больших величин (табл. 36). Средние за время экспозиции величины скорости потребления кислорода в 4-5 раз превышали установившийся уровень основного обмена.

Реже всего встречался третий тип начального реагирования - ложный старт (рис. 118, б, III; в, I; ж, I-III; л, I). Размах колебаний интенсивности дыхания в опытах с наркотизированными *Acrocalanus longicornis* и *Pontella fera* достигал 70 раз (табл. 36).

Время установления было самым продолжительным: более 4 ч. Скорость потребления кислорода может быть и меньше уровня основного обмена. Средние за время опыта величины дыхания составляли в наших экспериментах 50 - 400% установившегося уровня. Появление ложного старта в акклимационных кривых можно связать с практически предельно возможным начальным стабильным уровнем общего энергетического обмена у рачков в море. Такой высокий уровень метаболизма у копепод может быть следствием преимущественно двух причин - достаточно высокого уровня двигательной активности животных, до поимки, например, мигрировавших (как у очень крупного рачка, мощного мигранта *Gaussia princeps*) или активно питавшихся. Кроме того, у преимущественно растительных копепод с повышением плотности популяции общий энергетический обмен имеет тенденцию к увеличению (см. гл. 12). С этим обстоятельством в хорошем согласии

Т а б л и ц а 36. Колебания величин интенсивности дыхания наркотизированных копепоид R_{\max}/R_{\min} , рассчитанные по кривым динамики, в зависимости от типа начального реагирования

Вид	Пределы измерения		R_{\max}/R_{\min}		
	L, мм	W ₂ , мг	Экспоненциальный переход	Перерегулирование	Ложный старт
<i>Acrocalanus longicornis</i>	1,20	0,013-0,016	-	5,84 5,99	71,74
<i>Oncaea venusta</i>	1,25	0,017-0,018	3,01	5,84	-
<i>Temora discaudata</i>	1,40	0,025-0,030	5,51	5,54	-
<i>Pontellina plumata</i>	1,51	0,046	9,91	-	-
<i>Undinula darwini</i>	1,95-2,40	0,061-0,140	2,02 4,31	-	-
<i>U. vulgaris</i>	2,75-2,90	0,125-0,163	4,51 5,72	-	-
<i>Rhincalanus nasutus</i>	2,70-3,40	0,086-0,114	9,95	-	32,98 10,03
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	3,10	0,132-0,199	-	4,00	-
<i>Scolecithrix danae</i>	2,10-2,13	0,132-0,137	6,17 5,21	26,83	-
<i>Candacia pachydactyla</i>	2,70	0,157	-	11,78	-
<i>Eucalanus attenuatus</i>	4,30-4,35	0,163-0,165	3,23	11,43	-
<i>E. pseudoattenuatus</i>	3,80-4,40	0,131-0,180	4,55	9,51	-
<i>Euchaeta marina</i>	3,12-3,30	0,142-0,161	5,04 5,99	5,81 5,84	-
<i>E. wolfendeni</i>	3,40	0,182	2,57	-	-
<i>Pontella fera</i>	2,30-2,90	0,170-0,196	3,00	28,64	69,00
<i>Calanus gracilis</i>	3,25	0,239	4,11	-	-
<i>Pleuromamma xiphias</i>	4,25-5,70	0,295-0,582	5,99 7,72	5,77 7,00 10,22 5,69	-
<i>Euchirella bella</i>	3,30-4,40	0,492-0,516	4,27 5,63	-	-
<i>Labidocera acutifrons</i>	4,40	0,893	2,78	-	-
<i>Gaussia princeps</i>	7,30-10,60	1,540-3,610	3,05	-	31,72
В среднем			4,97	9,73	43,09

находится факт появления ложного старта на акклимационных кривых дыхания фитофагов *Acrocalanus longicornis* и *Pontella fera*, которые были выловлены днем на ст. 3251 и 3208 соответственно гипонейстонными сетями из естественных монокультурных пятен с очень высокой концентрацией одноразмерных особей.

Проанализировав все экспериментальные кривые динамики дыхания наркотизированных животных, мы получили 32 значения основного обмена у 17 видов копепоид

(табл. 38). В 13 опытах установившийся уровень не был достигнут. Рассчитаны уравнения связи основного обмена, выраженного в различных единицах, с сухой массой тела рачков (рис. 119, 120, табл. 38, уравнения 1-3). Разброс величин основного обмена, выраженного в $\text{мкг O}_2 \cdot \text{экзл}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, минимален, коэффициент корреляции очень высок - 0,945. Для сравнения на рис. 121 изображены результаты интегральных опытов, которые имеют очень большой разброс. Мы попытались оценить встречаемость типов начального реагирования энергетического обмена у выделенных ранее экологических групп копепоид на действие уретана в различное время суток. Были привлечены результаты как непрерывных измерений, так и интегральных опытов (табл. 39). Интегральные опыты относили к тому или иному типу, исходя из отношения средней за время экспозиции величины скорости потребления кислорода к уровню основного обмена одноразмерной особи данного вида, который рассчитывали по уравнению 1 в табл. 39. Когда это отношение оказалось в пределах от 0,8 до 3, то начальное реагирование на уретан считалось экспоненциальным, от 3 до 5 - избыточным, меньше 0,8 или больше 5 - ложным стартом.

У обитающих в верхнем 10-метровом слое копепоид семейства понтеллид (*Pontella fera*, *Pontellina plumata*, *Labidocera acutifrons*) был отмечен в основном экспоненциальный тип начального реагирования на уретан, но в дневные часы преобладало избыточное реагирование. У слабо мигрирующих или не мигрирующих совсем видов избыточное реагирование преобладало вечером. У этой группы копепоид Индийского океана именно в дневные и вечерние часы отмечены два пика потребления пищи и повышения двигательной активности, связанной с её поиском и захватом (Петипа, 1986).

В двух остальных группах копепоид, куда отнесены виды, регулярно совершающие вертикальные миграции с большой амплитудой, избыточное реагирование преобладает, как и следовало ожидать, в темное время суток.

Таким образом, по характеру начального реагирования энергетического обмена рачков на уретан мы зачастую можем пытаться судить о предшествующем опытам уровне общего обмена копепоид в море, об их миграционной активности, суточной ритмике питания, плотности популяции, наличии "хэндлинг-стресса" (стресс, вызванный процессом лова и манипуляциями с организмами в лаборатории), соответствии условий эксперимента условиям обитания животных и т.п. Значительное преобладание экспоненциального типа кривых акклимации к уретану, наблюдаемое в наших опытах, разумное соответствие встречаемости различных типов начального реагирования суточной ритмике двигательной активности и питания копепоид с различной экологией позволяют полагать, что условия экспериментов были выбраны корректно, а манипуляции с животными их не травмировали. Вероятно, именно естественной суточной ритмикой процессов метаболизма объясняется то обстоятельство, что Скъёлдал с соавторами связывал снижение скорости расхода энергетических субстратов в первые часы после поимки у копепоид Норвежского моря со стрессом, вызванным процессом лова сетями (Skjoldal et al. 1977), а в более поздней работе (Skjoldal et al., 1984) такого снижения авторы не обнаружили.

Естественно было исходя из реальных кривых акклимации копепоид к уретану и их характеристик, попытаться оценить общий обмен рачков в море до поимки, т.е. *in situ*. Экстраполяцию во времени затрудняет общее свойство кривых акклимации к любым внешним воздействиям - их колебательный характер. Только при реагировании по типу ложного старта на кривых можно наблюдать линейные участки при стремительном падении скорости потребления кислорода от начального уровня (рис. 117; 118, 6, I; в, I; ж, I, II, III; д, I). Как мы полагаем, в наших экспериментах только что пойманные немигрирующие рачки в основном не испытывали стресса. Поэтому реагирование по типу ложного старта можно считать реакцией на уретан, а не на резкое изменение каких-то неучтенных внешних абиотических факторов. Мы попытались оценить уровень общего обмена *in situ* у немигрирующего *Acrocalanus longicornis*. Рачки были пойманы в пятне с очень высокой концентрацией одноразмерных особей гипонейстонными сетями

Т а б л и ц а 37. Величины основного обмена, полученные на основании анализа динамики дыхания наркотизированных копепоид из тропической части Индийского океана ($t = 23^{\circ}\text{C}$) в сравнении с величинами стандартного обмена

	№ опыта	Время проведения опыта	Концентрация урета, г. л. ⁻¹	n	Масса тела			Стандартный обмен, мкг · мг ⁻¹ · ч ⁻¹		Основной обмен			
					W ₂ , мг	W _c , мкг С	W _e , мкал	По нашим данным, уравнение 12 из табл. 39	Уравнение 15 из табл. 39	$R_{\text{отд}}$, мкг · экз ⁻¹ · ч ⁻¹	$R_{\text{отд}}/W_2$, мкг · мг ⁻¹ · ч ⁻¹	R_e , мкал · экз ⁻¹ · ч ⁻¹	R_e/W_e , % сут ⁻¹
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Acrocalanus longicornis</i>	II	14 ³⁰ - 18 ¹⁵	6	71	0,013	4,56	42,69	11,80	22,74	0,104	8,00	0,365	20,52
	II	15 ¹⁵ - 19 ¹⁵	7	68	0,016	4,56	42,69	11,32	21,34	0,128	8,00	0,449	25,24
<i>Oncaea venusta</i>	I	17 ³⁰ - 21 ⁰⁰	6	112	0,018	7,07	66,18	11,05	20,59	0,132	7,33	0,463	16,79
<i>Temora discaudata</i>	II	13 ¹⁵ - 16 ¹⁵	6	19	0,025	7,11	66,56	10,35	18,63	0,178	7,12	0,625	22,54
<i>Pontellina plumata</i>	I	0 ⁰⁵ - 1 ⁵⁸	3	89	0,046	15,62	146,22	9,16	15,47	0,230	5,00	0,807	13,25
<i>Undinula darvini</i>	I	22 ¹⁵ - 0 ¹⁵	4	45	0,061	20,83	194,99	8,66	14,19	0,305	5,00	1,071	13,18
	I	22 ¹⁷ - 0 ¹⁵	4	43	0,140	34,49	322,86	7,33	11,01	0,560	4,00	1,966	14,61
<i>U. vulgaris</i>	II	11 ³⁰ - 15 ¹⁵	5	32	0,125	51,04	477,79	7,50	11,40	0,730	5,84	2,562	12,87
	II	21 ³⁰ - 23 ¹⁰	8	15	0,163	44,36	415,25	7,11	10,52	0,724	4,44	2,541	14,69
<i>Pontella fera</i>	II	21 ³⁵ - 0 ³⁰	5	28	0,196	58,29	545,29	6,86	9,94	0,866	4,42	3,040	13,37

<i>Rhinodanmus nasutus</i>	I II II	13 ⁰⁰ - 15 ⁰⁰ 16 ¹⁵ - 20 ¹⁵ 16 ¹⁵ - 20 ¹⁵	4 4 5	17 9 17	0,111 0,114 0,086	38,46 50,28 24,72	360,02 470,67 231,40	7,68 7,64 8,09	11,82 11,73 12,78	0,500 0,513 0,400	4,50 4,50 4,65	1,755 1,801 1,404	11,70 9,18 14,56
<i>Scolecithrix danae</i>	I II II	12 ⁰⁰ - 13 ³⁰ 12 ³⁰ - 16 ³⁰ 12 ³⁰ - 16 ³⁰	4 4 4	33 31 22	0,137 0,133 0,135	88,23 58,10 58,10	825,92 543,87 543,87	7,37 7,41 7,39	11,09 11,19 11,14	0,536 0,585 0,620	3,91 4,40 4,50	1,881 2,053 2,176	5,47 9,06 9,60
<i>Condacia pachyactila</i>	II	21 ⁴⁵ - 0 ³⁰	6	53	0,157	42,26	395,60	7,17	10,64	0,765	4,87	2,685	16,29
<i>Eucelanus attenuatus</i>	II II	13 ¹⁵ - 16 ⁴⁵ 21 ³⁰ - 0 ³⁰	6 5	20 24	0,163 0,205	144,38 148,85	1351,54 1393,38	7,11 6,80	10,52 9,81	0,650 0,820	3,99 4,00	2,282 2,878	4,05 4,96
<i>E. pseudoattenuatus</i>	I I	17 ⁰⁰ - 19 ⁴⁵ 16 ⁴⁵ - 19 ¹⁵	6 6	7 8	0,180 0,131	53,24 45,11	498,38 422,27	6,98 7,43	10,20 11,24	0,841 0,605	4,67 4,62	2,952 2,124	14,22 12,07
<i>Euchaeta marina</i>	I I II	22 ¹⁵ - 0 ³⁰ 22 ¹⁵ - 0 ³⁰ 12 ³⁰ - 16 ⁰⁰	5 5 6	20 15 17	0,161 0,161 0,142	81,75 81,75 69,42	765,26 765,26 842,96	7,13 7,13 7,31	10,55 10,55 10,97	0,731 0,805 0,567	4,54 5,00 3,99	2,566 2,826 1,990	8,05 8,86 5,67
<i>Calanus gracilis</i>	I	11 ⁴⁵ - 14 ³⁰	6	19	0,239	91,08	852,60	6,59	9,36	0,978	4,09	3,433	9,66
<i>Pleuromamma xiphius</i>	I I II II II	3 ⁴⁵ - 7 ¹⁵ 3 ⁴⁵ - 7 ¹⁵ 1 ³⁰ - 4 ³⁰ 22 ⁰⁰ - 0 ⁴⁵ 22 ⁰⁰ - 0 ⁴⁵	4 4 5 6 6	10 5 4 20 7	0,328 0,582 0,295 0,352 0,340	185,52 308,4 116,45 116,45 116,45	1736,65 2883,56 1090,09 1090,09 1090,09	6,19 5,52 6,32 6,10 6,14	8,50 7,13 8,77 8,31 8,40	1,178 1,758 1,180 1,232 1,190	3,59 3,02 4,00 3,50 3,50	4,135 6,171 4,142 4,324 4,177	5,71 5,14 9,12 9,52 9,20
<i>Euchirella bella</i>	II	0 ³⁰ - 3 ⁰⁰	4	10	0,516	287,11	2687,64	5,65	7,40	1,806	3,50	6,339	5,66
<i>Labidocera acutifrons</i>	I	9 ¹⁵ - 11 ³⁰	4	6	0,893	222,22	2080,20	5,06	6,26	2,349	2,63	8,245	9,51
<i>Gaussia princeps</i>	II II	12 ¹⁵ - 14 ³⁰ 8 ³⁰ - 11 ⁴⁵	3 6	3 2	1,540 3,610	593,45 1805,0	5555,29 16896,6	4,54 3,83	5,30 4,09	4,356 3,863	2,83 1,07	15,297 13,559	6,61 1,93

Т а б л и ц а 38. Аллометрические уравнения вида $R = A W^k$, используемые в тексте

№ уравнивания	Источник, для каких видов	t_o c	n	Размерность		$A \pm Sa$	$k \pm Sk$	r	Пересчитанные величины		
				коэффициента A	Массы				$A, \text{мкг} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$		
									23° C	28° C	Пределы изменения массы W_2 или W_e
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Основной обмен											
1	17 видов индооканских копелод, наши данные	23	32	$\text{мкг} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$W_2, \text{мг}$	$2,78 \pm 0,09$	$0,76 \pm 0,03$	0,987	2,78	4,03	$0,013 - 0,893 \text{ мг}$
2	То же	23	32	$\text{мкал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$	$W_e, \text{кал} \cdot \text{экз}^{-1}$	$3,36 \pm 0,28$	$0,65 \pm 0,09$	0,850	3,36 *	-	$43 - 2884 \text{ мкал}$
3	То же	23	32	$\% \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$	$W_e, \text{мкал} \cdot \text{экз}^{-1}$	$98,32 \pm 7,13$	$-0,37 \pm 0,09$	-0,464	98,32 *	-	$43 - 16897 \text{ мкал}$
4	6 видов индооканских копелод, в онтогенезе (Klekowski, Szazhina, 1985)	28	200	$\text{мм}^3 \cdot 10^{-3} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$W_f, \text{мкг}$	$3,11 \pm 0,92$	$0,84 \pm 0,03$	0,921	3,94	5,70	$0,17 \cdot 10^{-3} - 0,115 \text{ мг}$
5	14 видов индооканских копелод, в онтогенезе (Клековских, Сажина, 1986)	28	361	$\text{мкг} \cdot 10^{-3} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$W_f, \text{мкг}$	$3,36 \pm 0,95$	$0,80 \pm 0,02$	-	3,10	4,48	$0,15 \cdot 10^{-3} - 0,570 \text{ мг}$
6	6 видов индооканских копелод, в онтогенезе (Klekowski, Szazhina, 1985)	28	200	$\% \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$W_e, \text{мкал} \cdot \text{экз}^{-1}$	$63,30 \pm 20,90$	$-0,25 \pm 0,03$	-0,475	43,72 *	-	$0,63 - 425,00 \text{ мкал}$
7	То же	28	200	$\text{мкал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$W_e, \text{мкал} \cdot \text{экз}^{-1}$	$0,63 \pm 0,21$	$0,75 \pm 0,03$	0,845	3,32 **	-	$0,63 - 425,00 \text{ мкал}$
8	3 вида черноморских копелод (Павлова, Минкина, 1987)	14	81	$\text{мкг} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$W_2, \text{мг}$	$0,61 \pm 0,01$	$0,29 \pm 0,03$	0,923	1,22	-	$7,46 \cdot 10^{-3} - 0,318 \text{ мг}$

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
9	Креветки <i>Petaneus jarroviensis</i> (Egusa, 1961)	23	4	мл экз. ⁻¹ ч ⁻¹	<i>W</i> ₁ , г	0,184	0,78 ± 0,02	0,946	3,41	-	81,55 – 3168,8 мг
10	Изоподы <i>Idolea bal-tica</i> (Хмелева, 1973)	20	21	мл экз. ⁻¹ ч ⁻¹	<i>W</i> ₁ , г	0,183 ± 0,065	0,82 ± 0,06	0,989	3,33	-	0,04 – 56,70 мг
11	Кладонеры <i>Daphnia magna</i> (Постнов, Филиппова, 1988)	20	190	мкг экз. ⁻¹ ч ⁻¹	<i>W</i> ₁ , мг	0,204	0,74	-	1,636	-	0,007 – 0,185 мг
Стандартный обмен											
12	20 видов индокеанских коленод, наши данные	23	41	мкг экз. ⁻¹ ч ⁻¹	<i>W</i> ₂ , мг	4,95 ± 0,94	0,80 ± 0,32	0,760	4,95	7,17	0,011 – 3,610 мг
13	Общее уравнение для Soperoda (Супероды, 1972)	20	304	мл экз. ⁻¹ ч ⁻¹	<i>W</i> ₁ , г	0,200 ± 0,228	0,777 ± 0,003	0,828	5,90	8,54	0,32 · 10 ⁻⁴ – 7,00 мг
14	Общее уравнение для Crustacea (Супероды, 1972)	20	228	мл экз. ⁻¹ ч ⁻¹	<i>W</i> ₁ , г	0,125 ± 0,240	0,759 ± 0,003	0,986	4,01	5,81	0,32 · 10 ⁻⁴ – 2,10 ³ мг
15	Для Soperoda (Ивлева, 1981)	25	98	мкг экз. ⁻¹ ч ⁻¹	<i>W</i> ₂ , мг	4,918 ± 1,413	0,695 ± 0,031	0,914	6,05	8,75	0,003 – 1,500 мг
16	То же (Ивлева, 1981)	29	85	мкг экз. ⁻¹ ч ⁻¹	<i>W</i> ₂ , мг	9,691 ± 1,496	0,765 ± 0,031	0,938	8,89	12,87	0,003 – 1,410 мг

* Размерность исходного и пересчитанного коэффициентов *A* в строке таблицы одна и та же.** Коэффициент *A* в Мкал · экз.⁻¹ · ч⁻¹ при *W*_е в кал.

Таблица 39. Встречаемость типов начального реагирования энергетического обмена копепоид на действие уретана в различное время суток (по данным 56 интегральных опытов и 45 кривых динамики дыхания).

Тип начального реагирования	Утро, 4-10 ч	День, 10-17 ч	Вечер, 17-20 ч	Ночь, 20-4 ч	Количество опытов
Приповерхностные (0-10 м) немигрирующие виды					
Экспоненциальный	1	7	-	2	10
Перерегулирование	-	7	-	1	8
Ложный старт	-	2	-	-	2
Количество опытов	1	16	-	3	10
Практически немигрирующие виды					
Экспоненциальный	2	10	3	5	20
Перерегулирование	1	6	2	3	12
Ложный старт	1	8	2	2	13
Количество опытов	4	24	7	10	45
Мигрирующие в поверхностном 200-метровом слое виды					
Экспоненциальный	-	4	-	2	6
Перерегулирование	-	1	-	5	6
Ложный старт	-	-	-	1	1
Количество опытов	-	5	-	8	13
Активные мигранты					
Экспоненциальный	1	2	2	6	11
Перерегулирование	-	1	-	8	9
Ложный старт	1	2	-	-	3
Количество опытов	2	5	2	14	23

с глубины 5 м не позже 16³⁰ на ст. 3251. В 17 ч животные были помещены в уретан, а в 17⁴⁵ начата регистрация скорости потребления кислорода (рис. 122). Тогда предполагаемый устойчивый уровень общего обмена у *Acrocalanus* в море до поимки составлял около 300 мкг⁻¹·мг⁻¹·ч⁻¹ при 29,5°C или около 185 мкг⁻¹·мг⁻¹·ч⁻¹ при 23°C. Эта величина превышает его измеренный стандартный обмен (см. гл. 12) примерно в 8 раз.

Почти на всех кривых, содержащих ложный старт (рис. 118, б, III; в, I; ж, III; л, I), отмечаются участки, на которых потребление кислорода не было зарегистрировано. Длительность таких участков изменялась от 30 мин до 1 ч 15 мин (рис. 119, ж, I), что может быть связано с наличием анаэробного дыхания у данных видов веслоногих рачков. Например, способность к анаэробному дыханию была обнаружена Т. Чайлддрессом (Childress, 1974, Раймонт, 1988) у очень крупной, активно мигрирующей в 700-метровой толще копепоиды *Gaussia princeps*. На кривой I (рис. 119, ж), полученной в опыте с двумя особями, выловленными на ст. 3237 А в 7 ч утра сетями ДЖОМ из интегрального лова, видно, что дважды в течение 30 мин рачки не потребляли кислород. Наличие участков анаэробного дыхания на акклимационных кривых также свидетельствует о том, что величина обмена животных до поимки был практически предельно возможной. Резкие быстрые перепады температуры, давления, различные комбинации неучтенных абиотических факторов также могут вызвать начальное реагирование по типу ложного старта, но только в случае достаточно высокого начального уровня общего обмена. Будет меняться наклон линейного участка начального реагирования, но экстраполяция к моменту начала действия внешнего фактора теоретически должна давать исходный, стабильный уровень общего обмена.

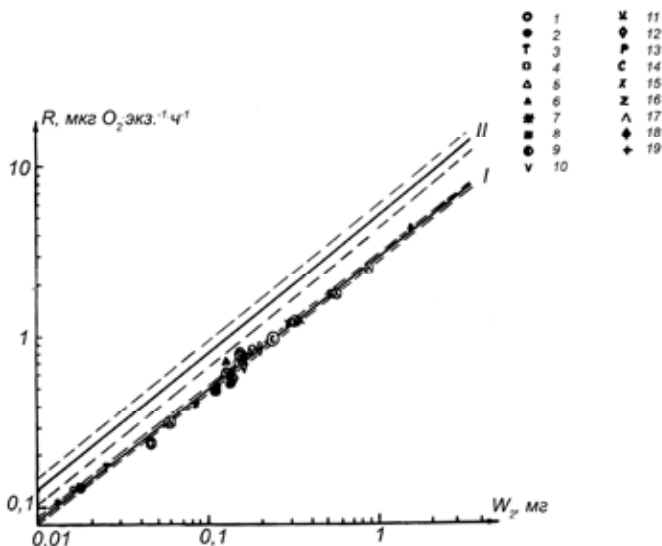


Рис. 119. Зависимость основного обмена от сухой массы тела у индоокеанских копе-под при 23 °С.

Точки соответствуют установившемуся уровню на кривых динамики дыхания наркотизиро-ванных интактных рачков. I – основной обмен (уравнение 1 в табл. 38), II – стандартный обмен у индоокеанских копепод и остракод (уравнение 12 в табл. 38). Точки, соответствующие величинам полученным на II полигоне, обведены кружками. Пунктиром нанесены доверительные интервалы. 1 - *Acrocalanus longicornis*, 2 - *Oncaea venusta*, 3 - *Temora discaudata*, 4 - *Pontellina plumata*, 5 - *Undinula darwini*, 6 - *U. vulgaris*, 7 - *Rhincalanus nasutus*, 8 - *Scolecithrix danae*, 9 - *Candacia pachydactyla*, 10 - *Eucalanus attenuatus*, 11 - *E. pseudoattenuatus*, 12 - *Euchaeta marina*, 13 - *Pontella fera*, 14 - *Calanus gracilis*, 15 - *Pleuromamma xiphias*, 16 - *Euchirella bella*, 17 - *Labidocera acuti-frons*, 18 - *Gaussia princeps*

Такой не прямой подход, вероятно, мог бы быть полезным при изучении механизмов и оценке стоимости суточных вертикальных миграций у рачков. В экспериментах могут использоваться мигрирующие рачки, выловленные из определенных слоев в фиксиро-ванные моменты времени. Опыты должны быть заведомо “острыми” (Ивлева, 1981), так как именно для них характерно начальное реагирование по типу ложного старта. Ис-пользование уретана дополнительно служит этой цели. Кроме того, время развития процесса акклимации к уретану, как было показано, не превышает 6 ч.

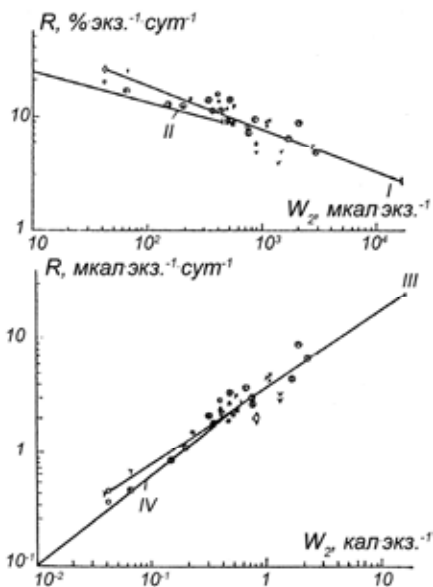


Рис. 120. Связь затрат на основной обмен у индоокеанских копепоид с энергетическим эквивалентом массы тела при 23 °C:

I, III – зависимости, полученные на основании анализа кривых динамики дыхания интактных рачков (соответственно уравнения 3 и 2 в табл. 38); II, IV – уравнения для 9 видов индоокеанских копепоид (Klekowski, Sazhina, 1985) (уравнения 6, 7 в табл. 38). Обозначения те же, что и на рис. 119

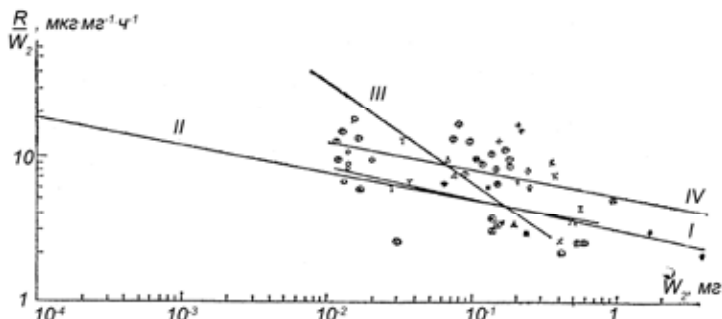
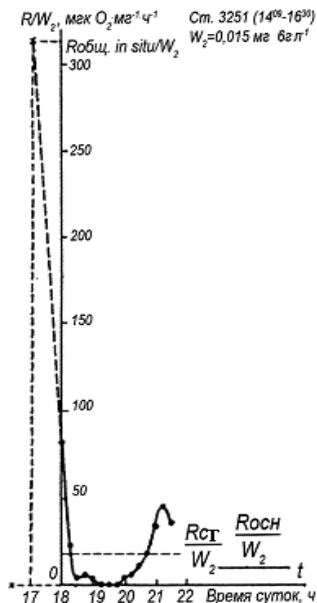


Рис. 121. Величины удельного дыхания наркотизированных копепоид, полученные в интегральных опытах при 23 °C.

I – зависимость удельного основного обмена от сухой массы тела, полученная на основании анализа кривых динамики дыхания наркотизированных копепоид (уравнение 1 в табл. 38); II – общее уравнение связи интенсивности потребления кислорода и сухой массы тела у 14 видов индоокеанских копепоид в онтогенезе (Клековский, Сажина, 1986) (уравнение 5 в табл. 38); III – зависимость удельного основного обмена от сухой массы тела, полученная на основании интегральных опытов, для 3 видов черноморских копепоид (Павлова, Минкина, 1987) (уравнение 8 в табл. 38); IV – зависимость стандартного обмена от массы тела у Copepoda (Сушения, 1972) (уравнение 13 в табл. 38). Обозначения те же, что и на рис. 119, 120



--- Рис. 122. Реагирование по типу ложного старта у *Acrocalanus longicornis* после помещения животных в уретан. Приводятся номер станции, время, сухая масса тела 1 экз. и уровни стандартного и основного обмена при 23 °С. Пояснения в тексте

Методика ограничивала выбор животных в определенном диапазоне массы, поэтому для крупных видов измерения были выполнены только на копеподах. Данные о дыхании копепод в онтогенезе, полученные методом поплавковой микрореспирометрии на единичных особях, являются уникальными. При их анализе авторов в основном интересовали видовые различия дыхания на протяжении периода развития рачков с различной экологией. Но возможен и другой подход, т.е. анализ общих онтогенетических закономерностей изменений уровня энергетического обмена у копепод.

11.4. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У КОПЕПОД

Мы попытались выполнить такой анализ первичных материалов этих исследователей для 7 видов индоокеанских копепод (*Undinula darwini* Luddock, *Clausocalanus furcatus* Brady, *Euchaeta marina* Prestandrea, *Candacia aethiopica* (Dana), *Oncaea venusta* Philippi, *Pontella fera* (Dana), *Labidocera acutifrons* (Dana) (Klekowski, Sazhina, 1985; Клековский, Сажина, 1986; Сажина, 1987; Sazhina, 2006). Анализируемые данные изображены на рис. 127. С этой целью нами была использована известная концепция жизненных форм, которые для пелагических копепод описаны Т.С. Петипа (Петипа, 1967).

Применив технику непрерывной регистрации потребления кислорода наркотизированными, интактными животными, мы смогли получить представление об основных типах кривых акклимации к наркозу у копепод и их основные количественные характеристики. На основании этих данных можно попытаться судить о физиологическом состоянии рачков в лаборатории и море, косвенно оценивать общий обмен копепод *in situ*. Были получены величины основного обмена 17 видов копепод из тропической части Индийского океана.

Представляет большой интерес сравнить наши результаты с данными Р.З. Клековского и Л.И. Сажиной, полученными в 14-м рейсе нис "Профессор Водяницкий" в приэкваториальной части Индийского океана (Klekowski Sazhina, 1985; Клековский, Сажина 1986). Скорость потребления кислорода эти исследователи измеряли манометрическим методом в микрореспирометрах (Клековский, 1975; Klekowski, Sazhina, 1985). Высокая чувствительность метода картезианских поплавков позволила им измерять дыхание одиночных особей мелких видов копепод на разных стадиях развития, включая оогенез.

Весь жизненный цикл копепод, согласно представленным Т. С. Петипа, делится на 7 этапов развития или жизненных форм. Первый этап развития веслоногие рачки проходя в виде яйца. Науплиальный период делится на две жизненные формы, соответствующие афагии (I и II стадии), переходу на питание растительной пищей (III, IV, V) и одну промежуточную предметаморфозную (VI) стадию. Первая жизненная форма копеподитного периода (I-III) характеризуется высоким приростом массы тела, вторая – развитием гонад и появлением у мигрантов интенсивных суточных миграций (V-VI). III и IV копеподиты проходят промежуточную между первой и второй жизненными формами стадию развития. Деление цикла развития пелагических копепод на жизненные формы связано с неоднородностью их морфологических признаков, физиологических функций (в частности, изохронностью роста (Сажина, 1987; Sazhina, 2006)) и экологической специализации на онтогенезе. Данные были сгруппированы в соответствии с этими представлениями по принадлежности организмов к той или иной жизненной форме. Рассчитанные уравнения приведены в табл. 40. Согласно Т. С. Петипа, "...как в начале науплиального, так и в начале копеподитного периода развития у всех видов жизненные формы сходны, а затем постепенное дважды устанавливаются всё более резкие различия. Сходство вызвано общей для них организацией копепод, различия – специализацией, приспособлениями к определенному образу жизни" (Петипа, 1967а, с.118). Повидимому, вследствие этого самые большие коэффициенты корреляции получены для уравнений, соответствующих первым науплиальным (0,884) и копеподитным (0,909) жизненным формам, а самые низкие – последним (0,621 и 0,629). В табл. 40 и на рис. 124 показана достоверность различий между коэффициентами аллометрических уравнений вида $R = A \cdot W_2^k$, рассчитанных для каждой жизненной формы. Группировка этих данных по любому другому признаку приводила к тому, что параметры уравнений достоверно не различались, а коэффициенты корреляции были очень низкими.

Наиболее резкое увеличение скорости дыхания с ростом массы тела наблюдается при переходе науплиусов на внешнее питание (N_{III-V}): коэффициент степени k превышает 1 (1,231). И наоборот, скорость увеличения уровня обмена на предметаморфозной стадии N_{VI} опережает прирост массы тела, которая у науплиусов перед линькой изменяется очень незначительно, т.е. для N_{VI} параметр A максимален, а k – минимален (0,417). Мы не смогли выявить статистически достоверные изменения уровня дыхания жизненных форм, соответствующих копеподитной стадии развития (табл. 40). Закономерности изменения энергетического обмена у копеподитов должны проявляться на уровне активного обмена, который у рачков, содержащихся в микрореспирометрах, приближается к нулю. Кривые V и VI на рис. 123 соответствуют общим уравнениям зависимости энергетического обмена от массы тела у 14 и 6 видов индоокеанских копепод соответственно, включающих данные для яиц, науплиусов, копеподитов и половозрелых особей. Уравнения, рассчитанные нами и Р.З.Клековским с Л.И.Сажинкой на основании данных, полученных разными методами (нарколизация, полярография, манометрическая микрореспирометрия), очень близки. Различия становятся значимыми только на границах диапазона масс. Это обстоятельство подтверждает, что веслоногие рачки на ранних стадиях онтогенеза имеют общий обмен, практически равный основному. Для взрослых копепод с сухой массой, превышающей приблизительно 0,3 мг, уже начинает сказываться ограничение подвижности рачков в микрореспирометре-капилляре, и они в среднем имеют обмен, превышающий основной, но не достигающий стандартного (кривая VII на рис. 123). Рис. 123 хорошо иллюстрирует тот факт, что уравнение основного обмена, полученное для половозрелых рачков, оказалось справедливым и для копеподитов. Интересно сравнить результаты измерений основного обмена ракообразных с помощью разнообразных методик, опубликованные различными исследователями (рис. 125, табл. 40). Мы видим, что кривые для копепод, изопод и креветок практически совпадают. Немного ниже уровень основного обмена у кладоцер, которым свойствен и самый низкий среди Crustacea уровень стандартного обмена (Сушеня, 1972).

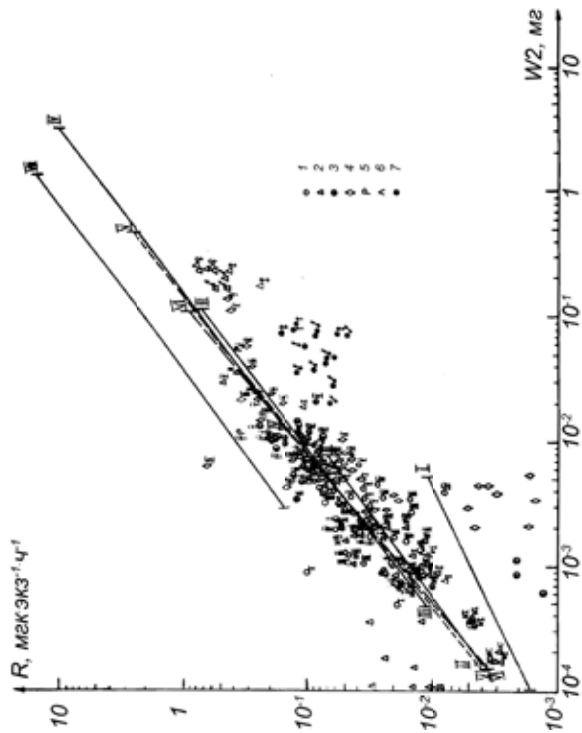


Рис. 123. Зависимость основного обмена от сухой массы тела у Индоокеанских копепоид в онтогенезе при 28 °C:

I – для яиц веслоногих рачков (уравнение 1 в табл. 40); II – для науплиального периода развития (уравнение 11 в табл. 40); III – для копепоидного периода развития (уравнение 10 в табл. 40); IV – основной обмен взрослых рачков по нашим данным для науплиального периода развития (уравнение 1 в табл. 38 или уравнение 9 в табл. 40); V – уравнение для 14 видов копепоид в онтогенезе (Клековский, Сажина, 1986) (уравнение 5 в табл. 38); VI – уравнение для 6 видов копепоид в онтогенезе (Klekowski, Sazhina, 1985) (уравнение 4 в табл. 38 или 8 в табл. 40); VII – зависимость стандартного обмена от сухой массы тела у копепоид (Ивлева, 1981) (уравнение 16 в табл. 38); 1 – *Clausocalanus furcatus*; 2 – *Oncaea venusta*; 3 – *Undinula darwini*; 4 – *Candacia aethiopica*; 5 – *Pontella ferra*; 6 – *Euchaeta marina*; 7 – *Labidocera acutifrons*. Точки без индексов соответствуют величинам дыхания яиц копепоид, точки с индексом N и номером стадии – величинам дыхания науплиусов, точки только с номерами стадий развития – величинам дыхания копепоидов

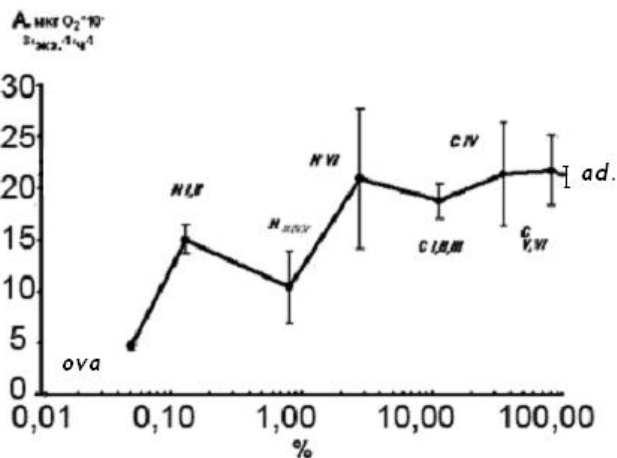
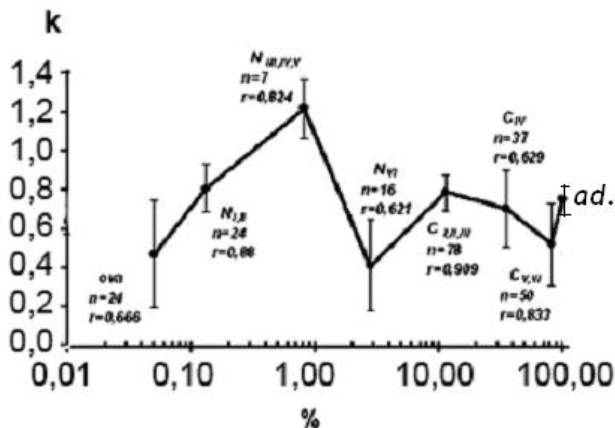


Рис. 124. Изменение параметров зависимости дыхания от массы тела типа $R = AW_2^k$ у 7 видов индоокеанских копепод в онтогенезе при смене жизненных форм при 28 °С.

Для расчетов использованы опубликованные данные (Klekowski, Sazhina, 1985; Клековский, Сажина, 1986, Сажина, 1987, Sazhina, 2006). Средняя масса животных приведена в % от массы взрослой самки. Показаны доверительные интервалы значений параметров

Т а б л и ц а 40. Изменение уровня энергетического обмена R , 10^{-3} мкг · экз · ч⁻¹, при 28° С у 7 видов индоокеанских копепоид в онтогенезе, разделённом на жизненные формы (Петшина, 1967) *

№ уравнения	Стадия развития	n	Пределы изменения W_2 , мкг	Средняя для жизненной формы масса тела, % к массе тела самки W_2	Параметры уравнений вида $R = A \cdot W_2^k$ при W_2 в мкг		Γ	Достоверность различий коэффициентов *		Коэффициент A , мкг · экз · ч ⁻¹ при W_2 в мкг
					$A \pm S_A$	$k \pm S_k$		A	k	
1	Ova	24	0,104-5,30	0,05	4,747±0,276	0,477±0,276	0,666	+	-	0,128
2	N _{I-II}	24	0,168-6,40	0,13	15,038±1,410	0,815±0,120	0,884	+	-	4,190
3	N _{III-V}	7	0,872-3,24	0,81	10,453±3,428	1,231±0,155	0,824	-	+	5,155
4	N _{VI} – предметаморфозная форма	16	0,848-8,04	2,82	20,906±6,730	0,417±0,233	0,621	+	+	0,373
5	C _{I-III}	78	0,480-40,0	11,25	18,803±1,691	0,792±0,093	0,909	-	+	4,469
6	C _{IV}	37	2,160-69,8	35,21	21,290±4,995	0,710±0,197	0,629	-	-	2,872
7	C _{V-VI}	50	2,980-51,4	81,02	21,689±3,396	0,525±0,213	0,833	-	-	0,815
8	Весь онтогенез Ova - C _{VI}	200	0,17-57,0	-	17,462±4,933	0,803±0,022	0,921	-	+	5,700
9	Основной обмен половозрелых рачков по нашим данным (17 видов)	32	13-3610	100	21,296±0,696	0,759±0,032	0,945	-	-	2,781
10	Весь копепоидный период C _{I-VI}	139	0,48-114,8	26,2	19,442±1,311	0,753±0,079	0,850	-	-	3,530
11	Весь наупиальный период N _{I-VI}	47	0,168-8,04	0,92	14,654±1,480	0,741±0,123	0,764	+	-	2,449

*¹ Расчёты выполнены на основании данных Р.З. Клековского и Л.И. Сажиной (Klekowski, Sazhina, 1985; Клековский, Сажина, 1986; Сажина, 1987; Sazhina, 2006)

*² Рассчитано по данным (Сажина, 1987, табл. 36; Sazhina, 2006).

*³ «+» - различия достоверны.

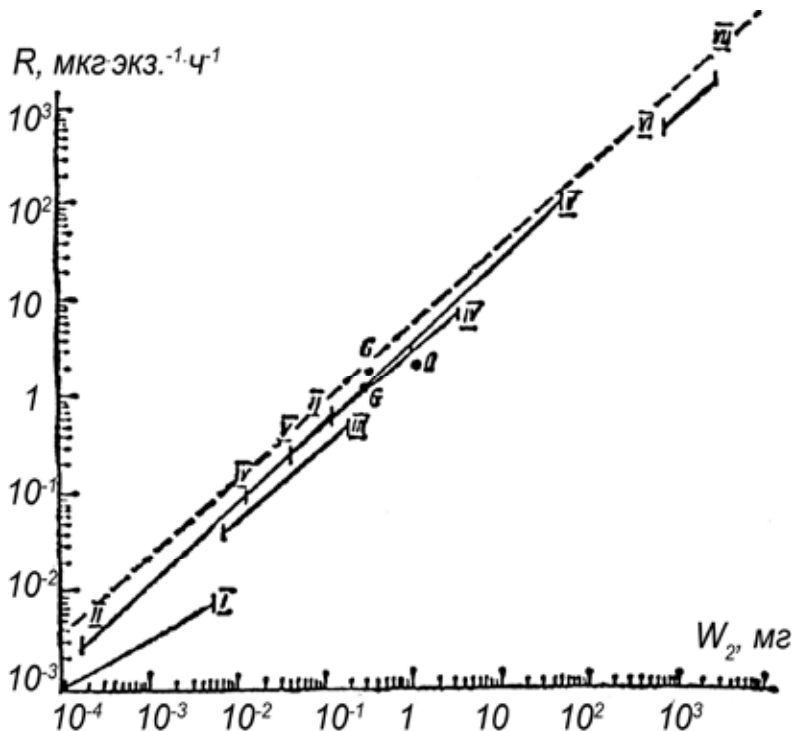


Рис. 125. Основной обмен у различных групп ракообразных при 23 °C:

I – у яиц индоокеанских копепоид (уравнение 1 в табл. 40); II – уравнение для 6 видов индоокеанских копепоид (Klekowski, Sazhina, 1985) (уравнение 6 в табл. 38); III – у кладоцер *Daphnia magna* Sars (Постнов, Филлипова, 1988) (уравнение 11 в табл. 38); IV – наши данные (уравнение 1 в табл. 38); V – у изоподы *Idotea baltica* Basteri (Хмелева, 1973) (уравнение 10 в табл. 40); VI – у креветки *Penaeus japonicus* Rate (Egusa, 1961) (уравнение 10 и 9 соответственно в табл. 38); VII – общее уравнение стандартного обмена для Crustacea (Сушня, 1972) (уравнение 14 в табл. 38); G и O – данные отдельных собственных измерений основного обмена у индоокеанских гиперинид и остракод

11.5 ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Используя методику наркотизации уретаном, у 17 массовых видов индоокеанских копепоид был измерен основной обмен. Показано, что эффективные концентрации уретана, обеспечивающие обратимость физиологических функций, не одинаковы для различных групп животных, а внутри них зависят от температуры и размеров особей. Обездвиживание уретаном мелких копепоид при 23° С вызывалось большими концентрациями наркотика (5-7 г·л⁻¹), крупных – меньшими (4-6 г·л⁻¹). Предельное время нахождения в растворе уретана составляло не более 5 ч.

Использование полярографической установки с непрерывной регистрацией концентрации растворенного кислорода в опыте позволило получить кривые изменения интен-

сивности дыхания интактных копепоид.

Динамика дыхания интактных рачков одной видовой принадлежности, с одинаковыми размерами и в идентичных экспериментальных условиях не всегда оказывалась подобной, но всегда имела колебательный характер. Любая полная кривая динамики дыхания организмов в растворе уретана состояла из трех разнокачественных участков: начального реагирования, экспоненциального колебательного снижения уровня дыхания и установившихся колебания вокруг нового уровня, который и принимался за уровень основного обмена. Различия кривых динамики дыхания наблюдались только на участке начального реагирования. Характер начального реагирования (перерегулирование, экспоненциальный переход на новый уровень и ложный старт) и в целом акклимационные (переходные процессы) энергетического обмена у копепоид различаются в зависимости от соотношения предшествующего и установившегося уровней обмена. Это соотношение определяется степенью соответствия лабораторных условий характеристикам среды обитания организмов, а также некоторыми биотическими факторами: плотностью популяции в море, суточной ритмикой двигательной активности, питания и т.п. Сделано предположение, что метод временной экстраполяции наклона кривой энергетического обмена гидробионтов в “острых” опытах, реагирующего на внешний фактор по типу “ложный старт”, может быть полезным для того, чтобы косвенно судить об общем энергетическом обмене животных *in situ*.

Значения интенсивности дыхания обездвиженных наркотизацией рачков на время порядка 15 мин – 2 ч могут быть меньше уровня удельного основного обмена. Размах колебаний интенсивности дыхания неподвижных копепоид в зависимости от типа начального реагирования на уретан изменялся от 2 до 70 раз, но, возможно, может достигать и больших величин.

Закономерности изменения обмена у индоокеанских копепоид в онтогенезе проанализированы на основании опубликованных данных Р.З. Клековского и Л.И. Сажиной. Показано, что при анализе онтогенетических изменений уровня метаболизма гидробионтов может быть полезным привлечение концепции жизненных форм.

Основной обмен у индоокеанских половозрелых копепоид, измеренный при 23°С, составляет у мелких видов 35-67% стандартного, рассчитанного по нашим данным и данным различных авторов (Суцены, 1972; Ивлева, 1981), и 38-53% у крупных видов. За сутки в среднем на основной обмен расходуется 17-25 и 4-10% энергетического эквивалента массы тела у мелких и крупных видов копепоид соответственно.

При сравнении уровней основного обмена у ракообразных по литературным данным сделан вывод о том, что он практически одинаков у креветок, изопод и копепоид в онтогенезе, но ниже у кладоцер.

Очевидно, что воздействие любого фактора, способного вызвать изменение энергетического обмена у пойкилотермного организма, сводится всего лишь к его увеличению или уменьшению, т.е. вызывает неспецифическую реакцию. Динамичность физических и экологических процессов в природных условиях приводит к своего рода пульсации интенсивности основных процессов жизнедеятельности гидробионтов. Таким образом, изучение переходных процессов энергетического обмена имеет и самостоятельный интерес.

СООТНОШЕНИЕ ОБЩЕГО И ОСНОВНОГО ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У ВЗРОСЛЫХ КОПЕПОД

12.1. ВВЕДЕНИЕ

При изучении дыхания у массовых видов зоопланктона в исследуемом районе основной задачей являлась оценка количества энергии, расходуемой копеподами при активном плавании, и возможных её колебаниях у экологически разных видов. Следовало определить скорость метаболизма у двигающихся особей при минимальных отклонениях от условий их обитания в море. Для осуществления этих задач измерения были выполнены с учётом основных физико-химических факторов, влияющих на обмен, и при создании благоприятных условий для проявления естественной подвижности организмов в опытных сосудах. Поэтому оценка общего энергетического обмена сводилась к измерению величины потребляемого кислорода у особей, не испытывающих стрессовых воздействий и в наименьшей степени приспособившихся к предложенным экспериментам. В связи с этим, длительная адаптация к лабораторным условиям, как правило, далеко не адекватных естественным, была нежелательной. Соблюдение таких правил дает большую уверенность в том, что организмы сохранили природную ритмику, степень накормленности и ответную реакцию на предшествующие условия, свойственные им до вылова.

Наибольшую трудность при работе представляло сохранение подвижности, свойственной исследуемым животным в природе и определение в связи с этим оптимального объема сосуда для измерения их дыхания. Степень активности, способы движения и реакция планктонных организмов на предложенный объем воды в экспериментальных сосудах определялись, как правило, до проведения измерений обмена с помощью предварительных наблюдений в склянках и респирометрах разной емкости с фильтрованной водой (Павлова, 1987; Pavlova, 1988; Pavlova, 2006).

Ранее отмечалось, что для оценки энергетического обмена у мелких животных с разной природной двигательной активностью рациональнее пользоваться понятиями “основной энергетический обмен”, характеризующего количество потребляемого кислорода при отсутствии движения, и “общий энергетический обмен”, когда определяется количество кислорода, расходуемого при наибольшей двигательной активности в конкретных условиях измерения (Ивлев, 1959; 1962; Сушеня, 1972; Павлова, 1987; Pavlova, 1988, Pavlova, 2006). Разница, между общим и основным обменом соответствует величине активного обмена. Использование термина “рутинный” или “обычный” обмен (Винберг, 1956) в качестве синонима термина “общий” для мелких зоопланктонтов нежелательно. “Рутинный” – это установившийся обмен в данных лабораторных условиях, который скорее соответствует понятию “стандартный”. Термин “стандартный обмен” был предложен А. Крогом и означал величину энергетического обмена у рыб при ограниченной их подвижности в определенных, установившихся в лаборатории условиях, четко стандартизированных методически (Krogh, 1914). Поскольку условия содержания в лаборатории и методика измерения дыхания для рыб специфичны и отличаются от используемых при работе с планктонными организмами, нет необходимости употреблять этот термин в применении к мелким планктонтам, особенно если ставится задача определить величину энергетического обмена при подвижности, приближающейся к естественной.

Таким образом, под термином “общий энергетический обмен” понимались суммарные энергозатраты планктонных организмов в экспериментальных условиях при тщательно подобранном объеме респирометра, в наименьшей степени снижающего активность, свойственную рычкам данного размера в природе при поиске пищи. Выполнение этого условия должно основываться на знании эколого-биологических свойств иссле-

двумого вида и предварительных наблюдениях за движением в условиях приближенных природных.

При измерениях, проведенных в 1978 г. (Павлова, Мельник, 1981) и в 1987 г. (см. ниже), имитация естественных условий заключалась в следующем: устанавливалось минимальное время нахождения выловленных особей в лабораторных сосудах до начала измерений, температурный и световой режим соответствовали природным и определялся наилучший объем респирометра при оптимальной концентрации для данного вида копепоид. Длительность подготовительного периода лимитировалась временем, необходимым для освобождения кишечника от пищи и относительно точным определением этого момента. Поскольку во все время проведения опыта рачки должны находиться в респирометрах без корма, требовалось быстро оценить соотношение способов движения и скачков разной протяженности. Выбор нужного объема респирометра и оптимальной концентрации животных в опыте напрямую связаны с размерами тела и способностью совершать при движении большие скачки при гребном плавании (Пегипа, 1981). Величина концентрации K_B оценивалась числом особей в 1 л и по количеству сухого вещества в единице объема, как было предложено К. М. Хайловым и А. Е. Поповым (Хайлов, Попов, 1983). При различных индивидуальных размерах и величинах интенсивности обмена у разных видов копепоид имеет место общая тенденция снижения энергетического обмена с повышением плотности посадки организмов и уменьшением объема респирометра, что было показано на видах разной систематической принадлежности предыдущими исследователями (Zeiss, 1963; Константинов, 1977; Шварц и др., 1976; Попов, 1981; Павлова, 1987; Хайлов и др., 1999; 2002; Pavlova, 2006 и др.). Зависимость интенсивности энергетического обмена R от двигательной активности исследуемых видов, и, следовательно, от пространства, предоставляемого для их движения, выявлено экспериментально, ибо увеличение объема респирометра V и снижение величин K_B способствуют проявлению большей подвижности особей (Павлова, 1987, Pavlova, 2006).

Сопоставление параметров V , K_B и R даёт возможность определить наилучший объем респирометра и пределы K_B , при которых не наблюдается существенного снижения величин обмена у данного вида в опытах. Так, при работе с половозрелыми копеподами и старшими копепоидными стадиями, для *Euchaeta marina* наилучшим объемом можно считать от 600 до 1400 мл, для *Pleuromamma xiphioides* - не менее 1400, *Undinula vulgaris* и видов, близких ему по массе и экологии - 600-1400, для видов типа *Temora discaudata* - не менее 150 мл в том случае, если величина K_B не выше 0.01 для двух последних видов и не выше 0.008 мг сухого вещества в мл для более крупных видов. Размер животных, их масса и степень двигательной активности играют важную роль для установления оптимальной концентрации животных при респирометрических измерениях установленного объема. Так, для копепоид с сухой массой тела 0.29-0.39 мг и поведением, как у *P. xiphioides*, концентрация должна быть не выше 4-7 экз. л⁻¹, с сухой массой 0.16-0.27 мг (типа *Euchaeta*) - не выше 13-25 экз. л⁻¹, с сухой массой 0.1-0.19 мг (типа *Undinula vulgaris*) - в пределах 18-23 экз. л⁻¹. У более мелких копепоид типа *Temora* при массе тела 0.02-0.035 мг концентрация может быть в пределах 30-50 экз. л⁻¹. ... Следует ... отметить, что, определяя величину наилучшей концентрации и подбирая относительно небольшое время экспозиции (от 3 до 6 ч) при одновременном повышении точности метода измерения кислорода (см. гл. 11), удалось значительно снизить в эксперименте влияние кратковременного голодания и самоингибирования особей выделяемыми метаболитами. Именно на эти, как наиболее существенные факторы, создающие "эффект изоляции", при невозможности применить проточную систему измерений, обращали внимание некоторые авторы (Макарова, 1984, Хайлов, Попов, 1983).

В тропических областях Индийского океана у планктонных организмов проведено немного измерений величин энергетического обмена. Были выполнены три экспедиции нис "Профессор Водяницкий" - в 1978, 1983 и 1987 гг., в задачу которых входили в том числе и систематические определения энергетического обмена у зоопланктонтов (рис. 126). Результаты этих трех рейсов будут по возможности рассмотрены и обсуждены.

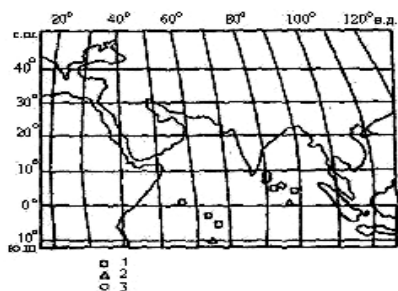


Рис. 126. Приэкваториальные районы дивергентных зон Индийского океана, где были выловлены животные для измерений энергетического обмена:

1 – май-сентябрь 1978 г., 2 – январь-март 1983 г., 3 – январь-май 1987 г.

с чем для поддержания постоянной температуры воды при содержании животных в лаборатории и опытах использовался водяной термостат. Отлов планктонных животных, как правило, осуществлялся гипонейстонной сетью, оборудованной газом № 49, с поверхности и при заглублении сети на 5 м в утренние и вечерние часы. При наличии суточных вертикальных перемещений у рачков ловы производились дополнительно днем и ночью. Для вылова некоторых видов была использована сеть ДЖОМ, оборудованная газом № 23 с размером ячеи 150 мкм. Ловы этой сетью выполнялись в вечерне-ночное время в слое 0-верхняя граница термоклина. Особей, выбранных для экспериментов, аккуратно вылавливали широкой пипеткой и пересаживали в 2-литровые сосуды с водой, фильтрованной через нуклеопоровые фильтры размером 3 и 0,5 мкм, с добавлением смеси антибиотиков (смесь пенициллина и стрептомицина, 25 мг л⁻¹). ...После 1-1,5-часового выдерживания в воде для освобождения кишечника от пищи и одновременных наблюдений за двигательной активностью особей переносили в сосуды с чистой фильтрованной водой, а затем – в респирометры. Степень активности особей данного вида оценивалась по соотношению скачков разной протяженности в единицу времени (Павлова, 1987, Pavlova, 2006).

Измерение общего обмена проводилось в сосудах с краном у дна (Павлова, 1977), что давало возможность фиксировать кислород по окончании срока экспозиции без копеод. Длительность опытов равнялась 3 - 6 ч в зависимости от установленного предела концентрации, когда средние величины обмена существенно не менялись. В качестве контроля сосуды аналогичного объема без животных наполнялись фильтрованной водой и помещались вместе с опытными в водяной термостат. Если объем экспериментального респирометра не превышал 200 мл, то для измерения кислорода в конце экспозиции отбирался порционно весь объем воды. При использовании больших по объему респирометров измерение кислорода проводилось в 4-6 склянках, емкостью 35-45 мл и заполненных водой, взятой из разных частей опытного респирометра, затем результат осреднялся. Оценка величины кислорода выполнена амперметрическим методом на измерительной установке, подробно описанной в гл.12. Показания датчиков регистрировались на цифровом табло кислородомера и одновременно записывались на ленту трехканального самописца КСП-4 класса 0.25. За окончательный результат принималось установившееся показание. После отбора проб на кислород, оставшихся в респирометре животных просчитывали вторично, измеряли длину тела под бинокляром, оценивали целостность покровов тела, при наличии погибших особей опыт не учитывался. Массу тела в сыром веществе определяли на торсионных весах (25 мг) после предвари-

Материалы 1983 г. получены при использовании метода микрореспирометрии (Klekowski, Sazhina, 1985; Klekovskiy, Sazhina, 1986), в двух других рейсах методика постановки экспериментов была одинаковой, а методы измерения кислорода сопоставимыми (Павлова, Мельник, 1981). Данные, полученные в 1978 г. были рассмотрены заново по первичным материалам и пересчитаны с учетом влияния концентрации животных на величину интенсивности обмена. Измерения 1987 г основаны на методологии и выполнены по схеме проведения измерений, предложенных ранее и подробно описанных нами (Павлова, 1987; Pavlova, 1988, 2006). Температура воды колебалась в пределах 21-23,3°C и соответствовала температуре в верхнем квазиоднородном слое моря, в соответствии

тельного промывания в дистиллированной воде и одноминутного обсушивания на фильтровальной бумаге при 23° С. Сухую массу оценивали после высушивания в термостате при 60° путем взвешивания на микроаналитических весах до постоянной массы с точностью 0.001 мг. Масса животных в углероде получена при пересчете на основе данных, приведенных в гл. 15. Расчет коэффициентов линейных регрессий выполнен методом наименьших квадратов. В 1987 г все измерения по определению основного и общего энергетического обмена выполнены совместно с Н. И. Минкиной.

12.2 ОЦЕНКА ВЕЛИЧИН ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА

В 1987 г. определения величин потребляемого кислорода у взрослых копепоид разных видов были выполнены на двух полигонах (рис. 126). Данные измерений, их число, исследованные виды и статистическое сравнение коэффициентов полученных уравнений, показывающих связь потребляемого кислорода с массой тела, приведены на рис. 127 и в табл. 41. Эти результаты свидетельствуют об отсутствии существенных различий в дыхании взрослых копепоид, отловленных на I и II полигонах. Тем не менее, имели место значительные колебания величин общего обмена у одних и тех же видов на каждом из полигонов (рис. 127). Сопоставление размаха колебаний величины обмена у аналогичных видов с близкой массой тела на обоих полигонах показало, что различия между максимальными и минимальными величинами на II полигоне в 2-8 раз больше, чем на I. Анализируя возможные причины таких индивидуальных колебаний, можно сказать, что помимо большего количества измерений, выполненных на II полигоне, отмеченные колебания у особей одного вида (при малых различиях величины массы их тела) следует отнести также за счет измерений в разное время суток. Средние величины общего обмена у аналогичных видов на двух полигонах в большей степени различаются у копепоид, способных в природе к вертикальным миграциям.

Данные измерений энергетического обмена, полученные за период 1978-1987 гг., были объединены, пользуясь тем, что районы исследований в разные годы близки, а эксперименты выполнены примерно в один сезон. На рис. 128 сопоставлены уровни разных видов энергетического обмена, полученные для взрослых особей копепоид из тропической части Индийского океана. Уравнение для основного обмена рассчитано Н.И. Минкиной и приведено в гл. 11. Величины стандартного обмена для копепоид измерены при их концентрации в опытах в пределах 0.008-0.04 мг сухого вещества в мл⁻¹, т.е. превышающей концентрацию, при которой возможно получить величину общего обмена. Такие данные были получены параллельно с постановкой экспериментов по измерению общего обмена в 1987 г. Точки, относящиеся к величине стандартного обмена – обмена при большой плотности посадки животных в опыт и в связи с этим ограниченной подвижности, располагались между линиями, относящимися к основному и общему обмену, ближе к среднему уровню основного (прямая II, рис. 128). На этом же рисунке приведены величины обмена у взрослых особей копепоид, полученные при использовании микрореспирометрической методики (Klekowski, Sazhina, 1985; Клековский, Сажина, 1986), для аналогичных видов, исследованных и в 1983, и 1987 гг. Отбор измерений, относящихся только ко взрослым особям, был проведен совместно с Л.И.Сажиной по её первичным материалам, величина обмена рассчитана по уравнению, приводимому указанными авторами для дыхания копепоид от науплиусов до взрослых стадий, и приведенная к 23°С по данным И.В.Ивлевой (Ивлева, 1981). Полученные точки легли на продолжение прямых, соответствующих стандартному и основному обмену (рис. 128).

Благодаря измерению в условиях очень малой подвижности и весьма ограниченного объема сосуда-измерителя можно *a priori* предположить, что метод микрореспирометрии удобен при работе с младшими копепоидными и науплиальными стадиями мелких копепоид и не дает возможности получить истинные величины общего энергетического обмена у взрослых особей, особенно крупных видов. Проведенное сопоставление подтверждает этот вывод. Прямая IV на рис. 128 практически совпадает с линией,

Т а б л и ц а 41. *Параметры линейной регрессии, связывающих обмен и массу тела у взрослых копитов в тропической части Индийского океана ($t = 23^{\circ}C$)*

Вид обмена	N	Год	Единицы измерения		Пределы массы тела, мг	a	b	r
			Обмен	Масса				
Основной ^{x1}	32	1987	мг O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	мг сухого вещества	0,013 - 0,893	0,00278 ± 0,00009	0,759 ± 0,032	0,954
	32	1987	кал·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	кал	0,043 - 2,884	0,00335 ± 0,00028	0,646 ± 0,091	0,850
	20	1987	мг O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	мг сух. вещ.	0,018 - 0,520	0,02750 ± 0,00612	1,060 ± 0,194	0,827
Общий Т полигон	24	1987	кал·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	кал	0,060 - 1,649	0,00920 ± 0,00740	0,780 ± 0,580	0,295
II полигон	56	1987	мг O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	мг сух. вещ.	0,013 - 0,787	0,01970 ± 0,00320	0,867 ± 0,191	0,677
	57	1987	кал·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	кал	0,035 - 2,071	0,00740 ± 0,00129	1,010 ± 0,269	0,795
Для всех районов	107	1978 ^{x2} +1987	мг O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	мг сух. вещ.	0,013 - 0,787	0,01760 ± 0,00200	0,862 ± 0,121	0,645
Активный								
Все виды, ночь	30	1987	кал·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	кал	0,300 - 2,048	0,02470 ± 0,01770	1,537 ± 0,260	0,486
Все виды, день	10	1987	кал·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	кал	0,188 - 1,903	0,01210 ± 0,01100	1,147 ± 0,529	0,818
	19	1987	кал·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	кал	0,772 - 1,649	0,02740 ± 0,05470	1,549 ± 0,302	0,257
Мигранты, ночь	10	1987	кал·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	кал	0,300 - 2,048	0,01760 ± 0,03130	1,100 ± 0,675	0,780
Ночь								
Стандартный ^{x3}	38	1987	мг O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	мг сух. вещ.	0,0125 - 3,910	0,00635 ± 0,00009	0,860 ± 0,239	0,787
Данные Р. Клековского и Л.И. Сажиной ^{x4}	389	1983	мг O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	мг сух. вещ.	0,00149 - 0,060	0,00310 ± 0,00014	0,803 ± 0,022	-
	200	1983	мг O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	мг сух. вещ.	0,000168 - 0,115	0,00039 ± 0,00013	0,840 ± 0,030	0,978

^{x1} По данным, приведенным в гл. 11.

^{x2} Данные из работы (Павлова, Мельник, 1981)

^{x3} Рассчитан по уравнению 12 в табл. 39 (гл. 11).

^{x4} Первая строка – данные из работы (Klekowski, Sazhina, 1985), вторая строка - (Клековский, Сажина, 1986)

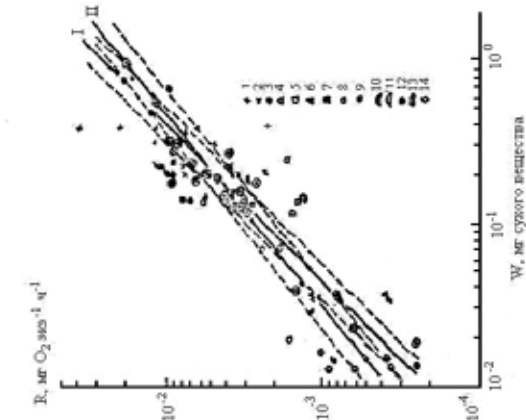


Рис. 127. Величина общего энергетического обмена у взрослых копепоид из дивергентных зон Индийского океана при 23°C (1987 г.).

1 – *Pleuromamma xiphioides*; 2 – *Euchaeta marina*; 3 – *Pontella* sp.; 4 – *Tetrascaudata*; 5 – *Scolecithrix danae*; 6 – *Calanus gracialis*; 7 – *Eucalanus attenuatus*; 8 – *Oncaea venusta*; 9 – *Acrocalanus longicornis*; 10 – *Undinula vulgaris*; 11 – *U. darvini*; 12 – *Euchirella bella*; 13 – *Rhincaclanus nasutus*; 14 – *Copilia* sp.; I – данные, полученные на I полигоне (в овале); II – данные, полученные на II полигоне. Пунктир – ошибка средней величины

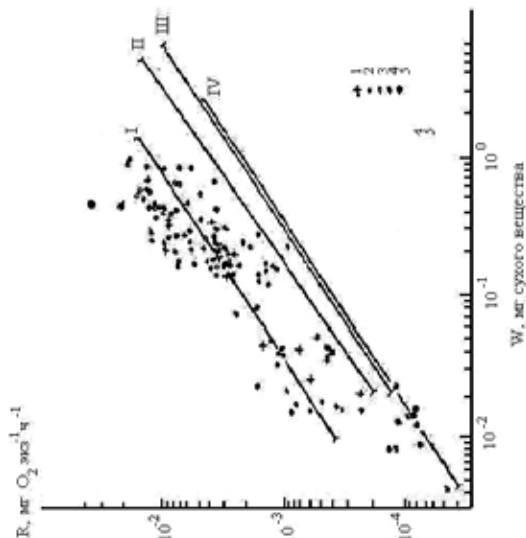


Рис. 128. Соотношение общего, основного и стандартного обмена (R) у взрослых копепоид из Индийского океана при 23°C в зависимости от массы тела (W):

I – общий энергетический обмен по данным 1978 и 1987 гг.; II – стандартный обмен по данным 1987 г.; III – основной обмен (глава 11); IV – обмен, рассчитанный на основании общей зависимости скорости потребления кислорода от массы тела по данным работы (Klekowski, Sazhina, 1985); V – измерения на I полигоне в 1976 г.; 2 – измерения на II полигоне в 1987 г.; 3 – измерения в 1983 г.; 4 – измерения в 1983 г. (Klekowski, Sazhina, 1986 г.); 5 – измерения в 1983 г. (Klekowski, Sazhina, 1986)

характеризующей основной обмен, полученный методом наркотизации с последующей оценкой стабилизированного уровня обмена (прямая III, рис. 132). Величины общего обмена, измеренного с применением одинаковой методики в 1978 и 1987 гг. были объединены и описаны математически одним уравнением (прямая I, рис. 128).

Таким образом, сопоставление величин полученного энергетического обмена у взрослых копепоид из тропических частей Индийского океана позволяет констатировать, что в общей форме уровень их основного обмена вдвое ниже средних величин так называемого стандартного обмена, измеренного при концентрации животных в опытах в пределах 0.008-0.04 мг сухого вещества на мл⁻¹. Средний уровень общего обмена в 6.5 раз выше основного (табл. 42). На данном этапе исследований можно считать, что для взрослых копепоид, с разными экологическими особенностями, но обитающих в пределах верхнего 500-метрового слоя океана, общий энергетический обмен при 22-23°C может быть описан уравнением

$$R = (0.0176 \pm 0.0020) W_2^{0.862 \pm 0.121}, \quad (25)$$

где R – в мг O₂. экз. · л⁻¹ · ч⁻¹, W_2 – в мг сухой массы тела ($n = 107$, $r = 0.645$), при диапазоне величин массы тела 0.013-0.787 мг.

У различных по экологическим характеристикам видов копепоид были сопоставлены величины, относящиеся к основному и общему обмену. *Pontella* sp. – гипонейстонный вид, активно двигающийся в горизонтальных направлениях в приповерхностном слое воды – вертикальных миграций не совершает, всеяден, предпочитает хищное питание при снижении его ритма в дневные часы (Петипа, 1969, Champalbert, 1978). *Scolecithrix danae* – обитатель верхнего стометрового слоя моря, не совершающий больших активных миграций, - всеяден, снижает темп питания в дневное время (Арашкевич, 1969; Gaudy, Boucher, 1983). *E. marina* – обитатель верхнего 200-метрового слоя моря, - активно совершает суточные вертикальные миграции к поверхности, преимущественно хищник с четким суточным ритмом питания (Петипа, 1977; 1981). *P. xiphias* и *Euchirella bella* - активные мигранты, осуществляющие суточные подъемы к поверхности с 400-500 м, где обитают в дневное время, преимущественно хищники с четким суточным ритмом питания (Петипа, 1986, б).

На рис. 129 и в табл. 42 приведены результаты сопоставления основного и общего энергетического обмена и изменения этих величин у исследованных видов с достаточно близкой массой тела. Обращают на себя внимание незначительные колебания величин основного обмена в пределах каждого из рассматриваемых видов (нижняя прямая на рис. 129), тогда как величина общего обмена значительно варьирует. Наименьшие колебания общего обмена отмечены у немигрирующих видов, наибольшие - у активных мигрантов, отличающихся четким суточным ритмом питания, преимущественно хищников. Причем, чем на большее расстояние в море способен мигрировать вид, тем значительнее колебания величин общего обмена. Нижние точки на рис. 129 в каждой из очерченных областей, соответствующих отдельному виду, относятся к дневному времени. Наибольшие колебания общего обмена отмечены в утренние и вечерне-ночные часы. Эти изменения приходятся на то время суток, когда в естественных условиях виды совершают подъем или спуск при миграциях, т.е. в период их наибольшей двигательной активности и необходимости использовать при движении более энергоемкий скачкообразный способ плавания, расходуя больше энергии на общий обмен (Петипа, 1981; Павлова, 1987, Pavlova, 2006). Выявленные различия в уровне энергетического обмена у копепоид с разной экологией наиболее четко видны на примере двух видов – *Pontella* sp и *S. danae*. При одинаковом диапазоне массы тела особей указанных видов первый из них имеет более высокий уровень общего обмена (в 2-3 раза) при практически одинаковых колебаниях величин основного обмена (рис. 129). Такие различия обмена могут быть, видимо, вызваны разной подвижностью особей. Особи *Pontella* передвигаются на большие расстояния в горизонтальном направлении, чего не делает *S. danae*, обитающий в относительно постоянном слое воды с менее выраженным суточным ритмом по-

ведения и, по-видимому, питания. Весьма вероятно, что обитание *Pontella* в приповерхностных слоях при сильном воздействии солнечного света также отражается на величине общего обмена.

Исходя из данных, приведенных в табл. 43, у рассматриваемых видов копепоид величина общего обмена выше...основного от 3 до 12 раз. Все виды копепоид с различающимися массой тела и экологией достаточно отличны по соотношению общего и основного энергетического обмена, поэтому их можно подразделить на три группы. В первую из них можно отнести мелкие виды с диапазоном массы тела от 0.035-0.55 кал. на экз⁻¹, являющихся фильтраторами, эврифагами, преимущественно растительноядными (*Acrocalanus longicornis*, *Temora discaudata*, *S. danae*, *Undinula darwini*). У таких видов общий обмен превосходит основной в 3-5 раз, колебания величин общего обмена невелики, основной обмен изменяется мало. В природных условиях виды не совершают суточных вертикальных миграций. Во вторую группу можно включить виды с диапазоном массы тела 0.53-0.87 кал экз⁻¹, у которых общий обмен превышает основной в 5-7 раз. Это в основном хвататели, эврифаги, потребляющие преимущественно животную пищу (*E. marina*, *Pontella sp.*). У таких видов колебания величин обмена довольно значительны, в природных условиях они совершают суточные вертикальные миграции или горизонтальные перемещения на большие расстояния. Третья группа копепоид – крупные виды с массой тела от 1 до 2 кал экз⁻¹, общий обмен которых может до 12 раз превышать основной при больших колебаниях средних величин. К ним относятся типичные хищники, которые в природе мигрируют по вертикали в течение суток с большой амплитудой. В данном случае – это *P.xiphias*.

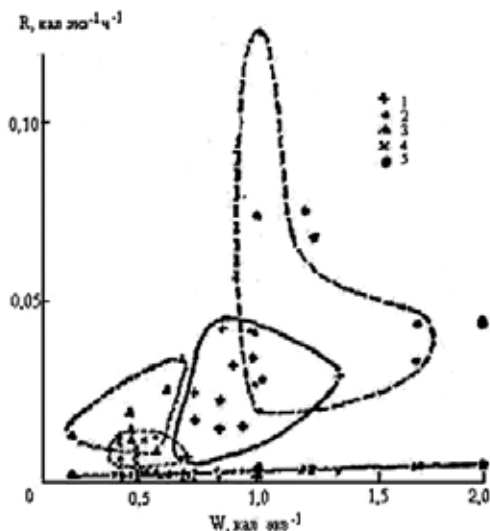


Рис. 129. Сопоставление уровней общего и основного энергетического обмена у взрослых копепоид из приэкваториальных вод Индийского океана.

Прямая – основной обмен. Очерчены области значений общего обмена, свойственного виду при данных колебаниях сухой массы тела. 1 – *Euchaeta marina*, 2 – *Pleuromamma xiphias*, 3 – *Scolecithrix danae*, 4 – *Pontella sp.*, 5 – *Euchirella bella*

В пределах диапазона рассматриваемых значений энергетического эквивалента массы тела, изменяющихся в среднем на 5 порядков величин, основной обмен у исследованных видов копепоид повышается только на порядок. Величины же их общего обмена при этом увеличиваются значительно больше – почти на 4 порядка. Приведенные данные подтверждают высказанное В.С. Ивлевым (Ивлев, 1959) предположение о большей консервативности основного обмена по сравнению с общим и, кроме того, могут свидетельствовать о наличии существенных видовых отличий общего энергетического обмена у взрослых копепоид, обусловленных их экологией и способностью в природных условиях активно мигрировать.

Таблица 42. Соотношение величин основного ($R_{\text{осн}}$) и общего ($R_{\text{общ}}$) энергетического обмена, 10^{-4} кал экз \cdot ч $^{-1}$ у взрослых копепо

В и д	N	Масса тела, кал	R _{осн}		R _{общ}		$\frac{R_{\text{общ}}}{R_{\text{осн}}}$
			среднее	колебания	среднее	колебания	
<i>Acrocalanus longicornis</i> *	6	0,035 -0,041	4,2	3,8- 4,8	20,3	8,7- 35,0	4,2
<i>Temora discaudata</i>	6	0,066 -0,081	7,4	6,6- 8,0	31,0	12,5-42,1	4,2
<i>Undinula darwini</i>	2	0,221 -0,372	15,2	12,6-17,7	77,4	66,2-88,6	5,0
<i>U. vulgaris</i>	3	0,444 -0,468	20,3	19,8-20,5	119,9	108,8-139,9	5,9
<i>Scolecithrix danae</i>	7	0,489 -0,544	21,5	19,3-22,3	63,0	10,4-105,3	2,9
<i>Pontella sp.</i>	4	0,530 -0,665	22,6	19,9-23,7	164,0	10,5-334,0	7,2
<i>Euchaeta marina</i>	6	0,747 -0,870	29,6	28,2-31,0	160,0	75,1-423,0	5,4
<i>Pleuromamma xiphias</i>	7	1,014 -1,090	44,0	23,9-60,3	560,0	214,0-1342,0	12,7
<i>Euchirella bella</i>	3	1,070 -1,900	-	63,4	7580,0	523,2-985,0	12,0

* - Автор благодарит Л.И.Сажину за помощь в определении этого вида

12.3. ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ТРАТ НА ДВИЖЕНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ

При решении эколого-физиологических задач и проведении измерений энергетического обмена с целью выявления его колебаний у групп животных, обладающих, как правило, различными способами и скоростью двигательной активности, наиболее полной характеристикой следует считать общий обмен. Планктонные организмы быстро реагируют на колебания температуры, газового режима, пищевой обеспеченности и т.п., меняя поведение и активность, что сразу отражается на уровне общего обмена, поэтому его величину можно считать достаточно хорошим индикатором изменений, произошедших в условиях обитания. Как было отмечено ещё И.И. Калабуховым, те или иные перемены во внешней среде изменяют физиологическое состояние организма, его функциональную активность и подвижность, а следовательно и уровень общего обмена (Калабухов, 1950). И естественно, что в наибольшей степени это относится к активному обмену, обеспечивающему интенсивность функционирования всех органов и систем организма. Это лишний раз подтверждает мнение В.С.Ивлева, что главное направление приспособительных обменных реакций у животных в процессе эволюции – изменение уровня их активного обмена, что позволило относить колебания активного обмена к одной из форм функциональных ароморфозов (Ивлев, 1959, с. 101).

Общий энергетический обмен включает все затраты энергии в организме при данных условиях измерения, возможной при этом подвижности и конкретном физиологическом состоянии особей вида. В проводившихся опытах с копеподами общие энергозатраты суммировались из величины основного обмена, затрат на локомоцию (всеми способами, в том числе и движениями тела и придатков при отсутствии поступательно-го, названных нами “пассивными состояниями”), с учетом суточного ритма и частич-

ных затрат на формирование яиц, если особи приступили к размножению, хотя затраты на образование яиц могут быть значительно снижены из-за отсутствия пищи в течение экспозиции. Сделана попытка оценить отдельно каждую составляющую общих энергетических затрат у взрослых копепод. Основной обмен рассчитан по уравнению

$$R_e = 3.36 W_2^{0.64}, \quad (26)$$

где R_e - обмен в мкал. экз.⁻¹.ч⁻¹, W_2 - масса 1 экз., мкал (см. гл. 12). Разница между общим обменом данного вида и суммой основного обмена плюс затраты на “пассивные состояния”, была принята за величину активного обмена :

$$R_A = R_{\text{общ.}} - (R_{\text{осн.}} + R_{\text{пас.}}). \quad (27)$$

Как было показано (Павлова и др., 1982; Павлова, 1987, Pavlova, 2006), у копепод при содержании в лабораторных условиях и отсутствии активного поступательного движения особи могут совершать колебания антеннами, ротовыми конечностями, плавательными ногами или абдоменом, зависают в толще или находятся часто в состоянии падения. В соответствии с индивидуальной массой тела каждого из исследованных нами видов, были рассчитаны возможные энергетические траты при таких “пассивных состояниях”. Используя данные табл. 38 из работы (Павлова, 1987, Pavlova, 2006), а также на основании количественных данных о продолжительности и частоте каждого из этих состояний и исходя из определенных теоретических предпосылок и допущений, удалось оценить энерготраты при отсутствии активного поступательного движения. По форме тела и характеру двигательной активности *P. xiphias* бы приравнен к *E. marina*, *Pontella sp.* - к *S. danae*. В табл. 43 представлены результаты расчетов величины обмена при различных способах движения у пяти видов копепод, исследованных в 1987 г.

Т а б л и ц а 43. Пределы колебаний величин энергетического обмена у взрослых копепод из Индийского океана ($t = 23^\circ \text{C}$)

В и д	N	Энергетический эквивалент массы тела, кал	Общий обмен $R_{\text{общ.}}$, кал.мг. ⁻¹ .ч ⁻¹	Основной обмен $R_{\text{осн.}}$, мкал.мг. ⁻¹ .сух.вещ. ⁻¹ .ч ⁻¹	Затраты на пассивные состояния, $R_{\text{пас.}}$, мкал.мг. ⁻¹ .сух.вещ. ⁻¹ .ч ⁻¹	Активный обмен R_A^* , кал.мг. ⁻¹ .ч ⁻¹	$\frac{R_A}{R_{\text{общ.}}}$, %
<i>Euchaeta marina</i>	10	0,625-1,329	0,0376-0,1892	11,82-19,16	0,327-0,630	0,0234-0,1454	62-89
<i>Pleuromamma xiphias</i>	9	1,014-1,643	0,0376-0,3606	8,68-14,71	0,679-1,214	0,0282-0,3502	79-96
<i>Euchirella bella</i>	4	1,070-1,900	0,0532-0,0985	4,97-10,29	0,813-1,078	0,0466-0,0927	87-94
<i>Pontella sp.</i>	9	0,300-2,050	0,0545-0,1848	5,33-8,10	3,210-5,130	0,0450-0,1639	62-91
<i>Scolecithrix danae</i>	9	0,489-0,725	0,0236-0,0786	8,77-18,54	3,770-6,830	0,0080-0,0590	34-84

Расход энергии на ...пассивные состояния оказался в два (у *S. danae* и *Pontella sp.*) и десятки раз (у *E. marina*, *E. bella*, *P. xiphias*) меньше величины их основного обмена. У *E. marina* и *E. bella* это обусловлено снижением энергостойкости пассивных состояний за счет более обтекаемой формы тела при одновременном увеличении морфологических приспособлений к парению (Павлова, 1987, Pavlova, 2006). Но даже у мало морфологически приспособленных к парению видов – *Pontella* и *S. danae*, имеющих более значительные затраты энергии на ... пассивные состояния, они несущественно отражаются на величине активного обмена. Большую часть общего энергетического обмена все рассматриваемые виды копепоид расходуют на поступательную локомоцию: активный обмен составляет от 62 до 96% общего обмена у мигрирующих видов. У мало мигрирующего в природных условиях *S. danae* - несколько меньше: 34-84% (табл. 43).

Современная гидробиология накопила огромное количество фактов по суточному периодизму гидробионтов вообще и копепоид в частности. Следует сказать, что какова бы ни была причина, заставляющая планктонные организмы совершать регулярные перемещения, в основе этой периодичности лежат изменения активности, которая является отражением процессов, связанных с обменом веществ, размножением и в конечном итоге с сохранением индивидуума и вида (Лобашов, Савватеев, 1959). Наличие суточных изменений величин стандартного обмена были показаны ранее (Павлова, 1967, 1987, Duncan, Klekowski, 1975, Минкина, Павлова, 1995 и др.). В данном случае были рассмотрены результаты по суточным изменениям интенсивности активного энергетического обмена для некоторых видов копепоид из тропической части Индийского океана.

Существенное снижение величин общего и активного обмена в дневное время и их повышение в периоды от 5 до 7 и от 22 до 23 ч было отмечено у *E. marina* на фоне практически неизменного основного обмена. На рис. 130 интегральные величины общего обмена у этого вида были отнесены к среднему значению каждого временного промежутка. Измерения у *P. xiphias* проведены только во время нахождения этого вида в верхних слоях воды в вечерне-ночное и утреннее время. Оказалось, что ранним утром и поздним вечером величина энергетического обмена повышается по сравнению с величиной, определенной в более позднее утреннее или раннее вечернее время. Так, средние величины в 2-5 ч примерно в 3 раза выше средних величин общего обмена, измеренного в 6-8 ч, а в 21-22 ч в 2 раза выше, чем в 20 ч. Аналогичные результаты были получены при проведении измерений на обоих полигонах (рис. 131). Кроме того, имело место увеличение диапазона индивидуальных колебаний величин обмена от опыта к опыту, что, видимо, обусловлено повышением двигательной активности отдельных особей. Именно в это время суток (раннее утро и поздний вечер) мигрирующие популяции копепоид этого вида совершают в море спуск на глубину или подъем к поверхности. Возможно, сокращение времени адаптации особей к лабораторным условиям, имевшее место при наших измерениях, позволило в большей степени сохранить их природный ритм поведения и за счет этого уловить суточные различия в энергетических тратах. В целом, для рассмотренных видов-мигрантов суточные различия в активном обмене оказались статистически значимыми ($P = 0.05$). *S. danae* несколько снижает обмен днем (14-16 ч) и ночью (22-24 ч), по сравнению с утреним временем, однако различия статистически не достоверны (рис. 132). У взрослых особей *Pontella sp.* (самцы и самки) существенных изменений в обмене в течение суток не наблюдалось. Было отмечено некоторое снижение дыхания (в 1.5 раза по средним величинам и в 2.6 раза при сравнении максимальных и минимальных величин) в ранне-утренние и вечерние часы (рис. 133). Эти колебания обмена соответствовали суточной ритмике в питании, обнаруженной для черноморского вида сем. Pontellidae (Петипа, 1969).

Величины основного обмена у рассмотренных видов практически остаются неизменными в течение всего времени суток (рис. 130-133). Суточные колебания значений активного обмена показаны на рис. 134, где дневные измерения изображены значками, заключенными в овал. В общей форме результаты расчетов представлены в табл. 41, по видам – в табл. 42.

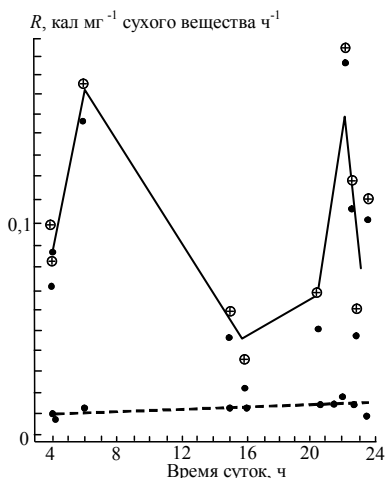


Рис. 130. Суточные изменения энергетического обмена у самок *Euchaeta marina* при 23°C. Здесь и на рис. 132-133 в кружке - активный обмен, пунктир - основной обмен

- совершающих в природе суточные вертикальные миграции и немигрирующих вовсе. Коэффициент a в уравнениях регрессий у этих групп копепоид различается значимо: для активных мигрантов – 0.0274, а для немигрирующих – 0.0176 (табл. 41). Значит виды, относящиеся к группе активно мигрирующих к поверхности копепоид, имеют возможность значительно увеличивать уровень активного обмена в периоды совершения миграций в отличие от слабо мигрирующих видов.

Наличие данных о суточных колебаниях энергетического обмена дает возможность примерно оценить суммарные суточные затраты энергии у исследованных видов. Табл. 44 включает результаты примерных расчетов трат на обмен за сутки у 4 видов копепоид, 2 из которых практически не мигрируют в условиях моря, а 2 – активные мигранты. Расчеты проведены на основе средних величин общего обмена за дневной и ночной периоды, с учетом обнаруженных суточных изменений при близких средних величинах массы тела каждого из видов (табл. 44). Как видно, экологически различные виды показали отличия в суточных энергозатратах. Гипонейстонный вид *Pontella sp.* в экспериментах имел незначительные отклонения величин обмена в течение суток. На этом основании расчет его суточных затрат был получен простым умножением средних величин общего обмена на 24. Тогда суточный расход у *Pontella sp.* составил около 70 % энергетического эквивалента массы тела, у активно мигрирующих видов *E. marina* и *P. xiphias*, обнаруживших в условиях эксперимента существенные различия в обмене днем и ночью, суточные затраты энергии без учета размножения также довольно значительны: 57-88 % массы тела. У *S. danae* – вида, относящегося к слабым мигрантам, расходы на движение и основной обмен составляли 35 % массы тела.

По данным Л.И. Сажиной (см. гл. 10), на исследованных в 1987 г. полигонах в микробоопланктоне были встречены яйца и науплиусы ранних возрастов трех из рассматриваемых здесь видов: *E. marina*, *Pontella sp.*, *P. xiphias*, лишь *S. danae* был

Таким образом, измерения общего энергетического обмена при температуре воды, соответствующей температуре в природных условиях, позволили показать наличие суточных изменений в интенсивности дыхания у 4 видов копепоид, связанных, по-видимому, с изменением активности и ритма питания в течение суток. Указанные изменения относятся лишь к величинам общего и активного энергетического обмена и совсем не затрагивают затрат энергии в состоянии покоя.

Оценивая экологические различия в активном обмене, следует, как отмечал Г.Г. Винберг (1956), сопоставлять измерения, выполненные на особях с близкой массой и в одинаковое время суток. Исходя из этого, на рис. 134 приведено сравнение величин активного обмена в вечерне-ночное время у видов с разной экологией

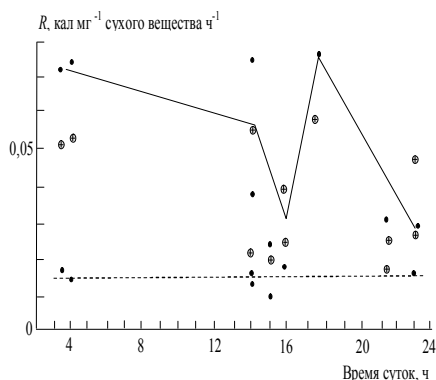


Рис. 132. Энергетический обмен в разное время суток у взрослых особей *Scolecithrix danae* при 23°C

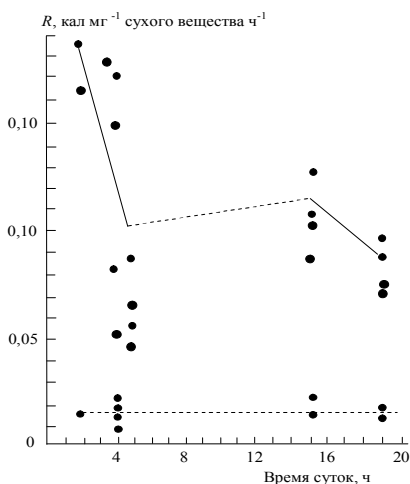


Рис. 133. Энергетический обмен в разное время суток у взрослых *Pontella sp.* при 23°C

Интересно соотнести рассчитанные величины суточных потребностей в энергии с рационами, получаемыми для копепод в экспериментальных условиях. По данным Т.С. Петипа на двух полигонах в 1983 г. экспериментальные суточные рационы массовых видов копепод при кормлении смешанной пищей достигали 40-103 % массы тела при высоких величинах усвояемости. Для *E. marina*, потребляющей на I полигоне до 58,2 % животной пищи, рацион за сутки составил всего 4,12 % массы тела. На II полигоне с повышением в корме животной пищи до 88,38 % рацион увеличивался до 43,3 % массы тела. С повышением в корме животной пищи рационы увеличивались для *P. xiphias* и *S. danae* (Петипа, 1986, табл. 29). По результатам балансовых экспериментов со смешанным кормом, количества ассимилированной в теле пищи у *E. marina* и *P. xiphias* весьма далеки от возможности удовлетворить рассчитанные нами потребности в энергии. Лишь на II, более кормном полигоне, самки *S. danae* смогли бы удовлетворить энергетические потребности на обмен, локомоцию и размножение (Петипа, 1986, б, табл. 52). Следовательно, величина экспериментального суточного рациона во многом зависит от соотношения компонентов в предлагаемой пище, кормности района обитания и вида животных.

Весьма вероятно, что в олиго- и мезотрофных районах океана копеподы типа *S. danae*, слабо мигрирующие и расходующие меньше энергии на локомоцию, нежели хорошие мигранты, способны удовлетворять потребность в энергии, рассчитанную по величине их общего обмена. Копеподы типа *P. xiphias* и *Pontella* не могут удовлетворить

энергетические потребности питаясь смесью водорослей и мелких *Calanidae*, ибо в относительно бедных акваториях с резко пятнистым распределением планктона преимущественно хищничающие копеподы вынуждены осуществлять активный поиск объектов, затрачивая много энергии на движение.

Т а б л и ц а 44. Примерные суточные энергозатраты на дыхание и размножение у 4 видов взрослых тропических копепоид в экспериментальных условиях ($t = 23^0 \text{ C}$).

В и д	N	Энергетический эквивалент массы, кал	Время суток, ч	Общий обмен, кал · экз ⁻¹ за 1 ч	Суммарные суточные затраты	
					Генеративная продукция *, кал.экз ⁻¹	% средней массы тела
<i>Scolecithrix danae</i>	4 3	0,582±0,030 0,503±0,025	24-8 11-18	0,0078±0,0016 0,0066±0,0013	<u>0,1727</u> 0,0072	33
<i>Pontella sp.</i>	6 9	0,634±0,030 0,457±0,050	1-9 13-22	0,0196±0,0059 0,0129±0,0009	<u>0,3900</u> 0,0016	70
<i>Euchaeta marina</i>	7 3	0,927±0,050 0,801±0,052	20-9 10-19	0,0279±0,0043 0,0111±0,1053	<u>0,5016</u> 0,0396	62
<i>Pleuromamma xiphias</i>	7 3 3	1,047±0,020 1,250±0,026 1,238±0,030	1-9 10-17 18-24	0,0608±0,0225 0,0237±0,0047 0,0421±0,0004	<u>1,0315</u> 0,0880	96

* - Генеративная продукция (максимальные величины) рассчитана по данным Л.И.Сажинной (Сажина, 1987, Sazhina, 2006).

Такого рода сопоставления экспериментально полученного рациона с энергетическими потребностями в достаточной мере условны и могут, строго говоря, относиться лишь к конкретным условиям созданным в опытах. К тому же у многих видов копепоид меняется стереотип поведения в зависимости от наличия или отсутствия корма, его концентрации и видового соотношения. Поэтому приблизиться к истинным значениям суточных расходов энергии у морских копепоид можно лишь проводя их оценку в динамике, при одновременном измерении величин потребляемой пищи и расходуемого на дыхание кислорода в аналогичных условиях эксперимента.

12.4. ИЗМЕНЕНИЕ ОБЩЕГО ОБМЕНА У КОПЕПОД ИЗ РАЙОНОВ С РАЗНЫМ ОБИЛИЕМ ПЛАНКТОНА

Как известно (литературные данные и материалы гл. 9), распределение планктона в водоеме не является равномерным, чаще всего наблюдается образование различного рода скоплений как по вертикали, так и в горизонтальном направлении. На исследованных полигонах отловы планктона гипонейстонной сетью при непродолжительной по времени протяжке давали возможность обнаружить на поверхности моря (и при заглублении на 5 м) пятна большой концентрации того или иного вида. Чаще всего, каждое такое скопление включало особей практически одного вида. Если это были виды,

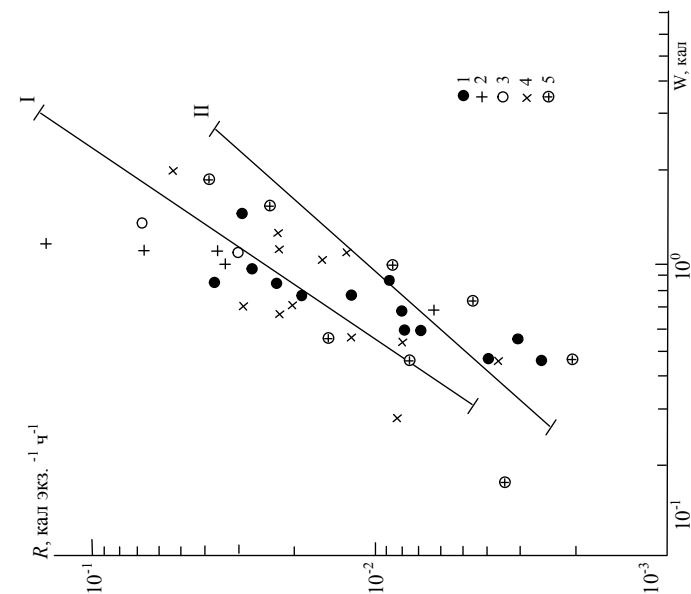


Рис. 134. Активный обмен у взрослых колюбок из Индийского океана в разное время суток:
 I – вечер, ночь, II – день (точки в кружке) при 23°C; 1 – *Euchaeta marina*; 2 – *Pleuromamma xiphioides*; 3 – *Euchirella bella*; 4 – *Pontella* sp.; 5 – *Scolecithrix danae*

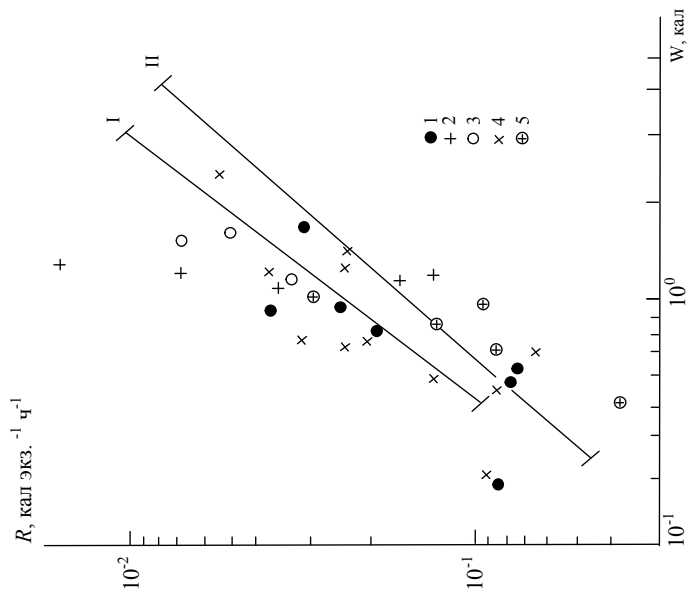


Рис. 135. Различия в активном обмене по экспериментальным данным в вечерне-ночное время у мигрирующих (I) и немигрирующих (II) колюбок при 23°C.
 Обозначения те же, что и на рис. 134

относящиеся к сем. Pontellidae, то взрослые особи и младшие копеподитные стадии в одном пятне не встречались. Такие скопления были отмечены в 1987 г в разных районах обоих полигонов у *Oncaea venusta*, *Undinula vulgaris*, *Euchaeta marina*, пелагических моллюсков, гипериид, эфир Scyphozoa и, конечно, представителей сем. Pontellidae. При вылове животных из такого “монопятна” была возможность провести серию измерений дыхания на физиологически более однородном материале.

Последующий анализ величин обмена у особей одного вида, выловленных из скоплений и из ловов при относительно дисперсном распределении в планктоне, дал возможность обнаружить некоторые различия в величине их общего обмена. Если до вылова копеподы обитали в скоплениях (“монопятнах”), то величина их общего обмена была значимо ниже обмена у особей, находящихся при дисперсном распределении в море. В табл. 46 сведены данные измерений общего энергетического обмена, проведенных на особях примерно одного веса, в одно время суток, в одинаковых по объему респирометрах. Для четырех видов копепод показаны изменения интенсивности общего обмена в связи с предшествующими условиями существования особей в море (табл. 45). К сожалению, ... число повторностей при измерении обмена невелико. ... Дополнительным доказательством наличия больших скоплений отдельных видов копепод на поверхности квазигомогенного слоя на указанных в табл. 46 станциях служат данные об остаточной биомассе фито-, микро- и мезозоопланктона, приведенные в гл. 6, 8 и 10. Суммарная биомасса этого планктона, которую можно рассматривать в качестве потенциальной пищи копепод, в 4-5 раз выше в районах выявленных скоплений, чем обнаруженная на станциях с разреженным их распределением. Это подтверждает (и объясняет) возможность образования в местах с повышенной биомассой планктона отдельных микроскоплений потребителей как растительной, так и животной пищи. Приведенные в табл. 46 виды копепод, встреченные в скоплениях, находились к тому же в состоянии активного размножения. Самки *E. marina* и *O. venusta* были выловлены из моря и помещены в респирометры с яйцевыми мешками. У видов, не образующих яйцевые мешки, в планктоне встречены яйца, науплиусы и младшие копеподитные стадии, как например, *Pontella* sp. и *U. vulgaris* (гл. 10, данные Л.И. Сажиной), что позволяет сделать вывод об их интенсивном размножении. Потребность в пище у копепод во время размножения возрастает (Сажина, 1987, Sazhina, 2006), что также способствует концентрации взрослых особей в местах с большей биомассой пищевых объектов.

В работе 1965 г М. Сатоми и Л. Померой обращали внимание на обнаруженные ими различия в интенсивности дыхания у суммарного планктона, выловленного из районов с плотностью, различающейся на порядок. Все условия постановки опытов по определению дыхания были идентичными, концентрация планктона в респирометрах – одинаковой. Тем не менее в среднем дыхание у планктона, собранного из естественных популяций с низкой плотностью, было более интенсивно, нежели у планктона из высокоплотностных популяций (Satomi, Pomeroy, 1965). Полученные нами данные для отдельных видов тропических видов Индийского океана аналогичны результатам измерений с суммарным планктоном (табл. 45). Работы последних лет, проведенные с помощью экспериментального моделирования, как будто подтверждают правильность выводов, полученных при оценке дыхания у суммарного планктона и некоторых видов копепод, существовавших при различных условиях плотности (Васечкина, Ярин, 2004).

Что касается возможной причины отмеченных различий в общем энергетическом обмене у особей, существовавших при различной плотности пищевых объектов, то кажется наиболее вероятным, что они могут быть связаны с изменением поведения потребителей. Преимущественно хищные виды, попав из плохих условий питания, в места с большей концентрацией животной пищи, в значительной степени снижают расход энергии на поиск и поимку жертв (Uchima, Hirano, 1988). Насыщение животной пищей, вследствие ее большей калорийности, происходит относительно быстро, а дополнительные затраты энергии на работу ротового аппарата и специфически динамическое действие пищи, видимо, значительно меньше затрат на локомоцию, которые могут составлять до 90% величины общего обмена (табл. 43). Поэтому в пищевых скоплениях

особи таких видов уменьшают величину общего обмена за счет снижения затрат на движение. Что касается преимущественно растительноядных или всеядных копепод, то с одной стороны, они в целом менее интенсивно тратят энергию на поисковую двигательную активность, а с другой, - попав в пятно с высокой концентрацией фито- и микророзопланктона, изменяют способ движения и повышают общую активность. Так, например, изменение двигательного поведения при отсутствии корма и разной пищевой концентрации *Peridinium trochoideum* в эксперименте наблюдалось у черноморских *Acartia clausi* и *Pseudocalanus elongatus*. Отмечена тенденция возрастания двигательной активности (по числу скачков) с повышением концентрации пищи (Шадрин и др., 1983). Процесс насыщения у таких видов длится, видимо, намного дольше, чем у хищников, что не дает возможности сразу сильно снизить расход энергии на движение, а работа ротовых конечностей и специфически динамическое действие пищи увеличивают количество расходуемой энергии. В целом, это, возможно, и приводит к отмеченному повышению общих энергетических затрат у всеядных копепод в пищевых скоплениях.

С экологических позиций детальное исследование такого рода взаимодействий интенсивности общего обмена и условий кормности района, несомненно, должно быть полезным. В дальнейшем следует провести специальные измерения обмена у зоопланктонных организмов при строгом учете условий их обитания до отлова, степени накормленности, а также имея данные о наличии и качестве их потенциальной пищи (Виноградов, Шушкина, 1987; Павлова, 1987; Pavlova, 2006).

12.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка уровней общего энергетического обмена у планктонных организмов чрезвычайно важна при расчете среднесуточных рационов и скорости продуцирования сообщества в целом и отдельных его компонентов. Поэтому вопрос о репрезентативности абсолютных величин интенсивности обмена, получаемых в эксперименте, о пределах их колебаний у представителей тех или иных экологических групп имеет принципиальное значение. Следует обратить внимание на два аспекта рассматриваемого вопроса. Первый – это методические подходы и ограничения, методы и приборы, используемые при измерении величин обмена. Второй – объективная оценка возможности переноса экспериментально полученных данных на естественные условия.

За последнее время подходы и методика измерения энергетического обмена у планктонных животных значительно усовершенствовались. Детально оценен и рассмотрен ряд факторов и условий, способных изменять получаемые величины, отработана техника отлова организмов и проведения самих опытов, значительно увеличена разрешающая способность датчиков, используемых при измерении кислорода полярографическим методом. Идет активный поиск новых методов оценки затрат энергии при дыхании. Нельзя, однако, не обратить внимания на некоторый консерватизм в оценке значимости биологической специфики объектов, на отсутствие должного дифференцированного подхода к ним с позиций экологии и этологии. Не только размеры тела, но и принадлежность к трофическому уровню, способ и ритм питания, приспособленность к лучшему перевариванию тех или иных компонентов пищи, реакция на длительное голодание, концентрация животных, предшествующие условия питания и прочие факторы способны изменить поведение планктонных организмов в лабораторных сосудах и как следствие – интенсивность их энергетического обмена. Поэтому выбор объема респирометра, плотности посадки организмов, времени экспозиции для данного вида определяют правильность получаемых абсолютных величин обмена. Для представителей Protozoa и науплиальных стадий копепод уровень обмена, видимо, достаточно хорошо оценивается методами микрореспирометрии (Клековский и др., 1975; Хлебович, Винберг, 1984). Более крупные животные, как правило, нуждаются в значительно большем пространстве для движения, особенно при отсутствии пищи. Сопоставление уровня обмена одних и тех же животных, размером больше 0.5 мм, полученного при использовании метода картезианских поплавков и респирометров до 250 мл,

Т а б л и ц а 45. Различия в энергетическом обмене у взрослых копепоид при обитании в условиях разной плотности

Вид	№ ст.	Время измерения, ч	N	Сухая масса 1 экз.мг	Общий обмен, мг O ₂ · ч ⁻¹	Условия обитания до измерения обмена	Биомасса в слое 0 м – верхняя граница термоклина мг сухого вещества · м ⁻³ · экз ⁻¹		
							Фитопланктон	Микрозоопланктон	Мезозопланктон
<i>Pontella sp.</i>	3209	16-18	4	0,144 ± 0,012	0,00324 ± 0,00039	Скопление *1	2,4	4,0	18,6
	3265	16-18	2	0,165 ± 0,0155	0,00747 ± 0,00206	Дисперсное распределение *2	1,2	3,2	0,8
<i>Oncaea venusta</i>	3243	16-21	1	0,0180	0,00025	Скопление	0,7	8,6	40,0
	3247	15-19	1	0,0195	0,00176	Дисперсное распределение	0,9	1,5	9,4
<i>Euchaeta marina</i>	3233	1-8	2	0,211 ± 0,0160	0,00561 ± 0,00091	Скопление	1,6	2,7	13,0
	3248	21-9	3	0,205 ± 0,0171	0,00790 ± 0,00240	Дисперсное распределение	0,6	3,0	17,0
<i>Undimula vulgaris</i>	3254	20-1	3	0,184	0,00320 ± 0,00050	Скопление	8,8	3,0	нет
	3242	17-24	2	0,115	0,00090 ± 0,00010	Дисперсное распределение	0,3	нет	40,0

*1 – Лов гипонейстойной сетью в течение 15-20 мин приносит до 500 экз. *Pontella*, *Euchaeta*, *Undimula*, тысячи - *Oncaea*.

*2 – В таком же лове 10-30 экз. *3 – Содержание воды в планктоне принято за 80 %.

показало, что абсолютные величины во втором случае вдвое выше (Виноградов, Шушкина, 1987). Измерение обмена у планктонных копепоид, способных двигаться гребным способом и имеющих большие размеры тела (более 1 мм), выявило дальнейшее увеличение уровня обмена в случае использования респирометров до 1400 мл при одновременном повышении двигательной активности (Павлова, 1987; Pavlova, 2006). Надо полагать, что зависимость интенсивности обмена у планктонных организмов от объема экспериментального сосуда не требует больше доказательств ... , а изменения общего обмена с увеличением пространства ... связаны с повышением уровня активного обмена.

Существенное значение в связи с этим, приобретает оценка плотности посадки (концентрации) экспериментальных животных при проведении измерений энергетического обмена. В работах Н. И. Минкиной была показана значимость учета показателя концентрации живой массы при работе с планктонными животными и личинками пелагических рыб. Именно недоучет оценки концентрации мелких животных в опытных сосудах является одной из главных причин вариативности величин обмена (гл. 11, Минкина, Павлова, 1995, Минкина, Кемп, 1999, Минкина и др., 2006). Вопрос о влиянии концентрации организмов на их функциональные показатели скорее всего имеет общепрограммное значение, независимо от того, имеем мы дело с сосудом для экспериментов, водоемом или любым обитаемым пространством (Зеликман, Гейрихс, 1959, Хайлов и др., 1999, 2002).

Что касается измерения величин общего обмена у планктонных организмов, то следует обратить внимание на две стороны рассматриваемого вопроса. С одной стороны, - создание приемлемых величин концентрации животных в респирометрах ограничивает используемая методика измерения кислорода, чувствительность датчиков, измеряющих содержание кислорода в воде, и сложное взаимовлияние концентрации, времени экспозиции, объема респирометра и возможного ингибирования собственными метаболитами (Павлова, 1987; Pavlova, 2006). Кстати, существенное влияние метаболитов еще нужно доказать экспериментально именно по отношению к копеподам, активно плавающим в большом респирометре. С другой стороны, оценка зависимости обмен - концентрация животных в опыте ограничивается отсутствием сведений об экологии и поведенческих характеристиках каждого рассматриваемого вида. Это обстоятельство делает необходимым проведение серий предварительных наблюдений и измерений, связанных с определением специфики поведения и способности к скачкообразному виду плавания выбранного вида планктонных организмов (Петипа, 1981; Павлова, 1987; Pavlova, 2006; Price et al., 1988). В связи с этими обстоятельствами, в настоящее время, как показали наши наблюдения, при необходимости пользоваться кислородным методом оценивая дыхание, мы вынуждены принимать ту величину концентрации животных в опытах, при которой за 6-часовую экспозицию общий обмен практически не меняется.

Вопрос о возможности переноса получаемых в эксперименте величин обмена на природные условия тормозится наличием чрезвычайного разнообразия ситуаций, в которых оказывается конкретный вид в море. На уровень обмена могут влиять одновременно несколько факторов, например, температура и пищевые условия, когда интенсивность обмена меняется в связи с длительным голоданием (существование в олиготрофных водах), а затем – попаданием в места с избытком корма (районы апвеллингов) (Виноградов, Шушкина, 1987). Кроме того, пятнистое распределение пищи должно создавать особые условия, связанные с кратковременным голоданием, чередующимся с периодами полной обеспеченности пищей.

Существует гипотеза о повышении суточных рационов при пульсирующим поступлении корма по сравнению с постоянной доступностью, а это, как правило, имеет место в пищевых экспериментах. Результаты исследований П. Кремер и Дж. Кремера показали, что некоторые планктонные организмы увеличивают рацион при неоднородном распределении пищи. В основе этого лежит факт, что скорость питания повышается после кратковременного голодания (Kremer, Kremer, 1988), но, видимо, продолжаясь не более чем 12 ч (Marcus, 1988). Кстати, не это ли обстоятельство лежит в основе

суточного ритма в питании вообще, который наблюдается у большинства планктонных видов копепод? Если это действительно так, то величина рациона при пятнистом распределении пищевых объектов в море должна быть выше определяемой при постоянной доступности корма, что обычно бывает в условиях лаборатории.

Из этого можно заключить, что: 1) сопоставление суточных энергетических потребностей, рассчитанных на основе интенсивности обмена, с экспериментально оцененными рационами не всегда правомочно; 2) для перенесения величин интенсивности обмена, полученных в эксперименте, на природные условия необходимы измерения обмена при разных вариантах пищевой обеспеченности, существующих в районе исследований. Несомненно имеет значение неравномерность какого вида пищи рассматривается (фито-, микро- или мезозоопланктон), ибо для растительноядных копепод, например, важны первые два вида скопления, а для хищников важнее скопление мезозоопланктона. К тому же и поведенческие реакции у хищников и растительноядных видов при отсутствии пищи и при попадании в скопления могут быть различными, что сразу отражается на обмене. Поэтому оценка возможных энергетических трат на общий обмен у морских копепод в условиях, близких к природным, помимо некоторых методических трудностей при проведении измерений, связана с необходимостью иметь данные о факторах экологического характера и учитывать условия обитания особей до вылова.

Приведенные данные о величинах общего и активного обмена у копепод в условиях тропических районов получены при условии 6-часового голодания и могут отражать обмен в естественных условиях лишь в том случае, когда группы особей, способных к самостоятельному активному движению, встречают скопление пищевых объектов не чаще, чем через 6 ч. Наличие данных о скорости движения копепод и встречаемости пятен всех видов планктона в районе исследований позволило примерно оценить, насколько возможно перенесение полученных экспериментально величин общего обмена взрослых копепод на природные условия, существовавшие в тропической приэкваториальной области Индийского океана за период февраль – март 1987 г.

На основании средних скоростей поступательного движения копепод способом “скольжение=мелкие скачки” в пределах 1,1-5,3 см. с^{-1} (Павлова, 1987; Pavlova, 2006, табл. 9) было рассчитано какой путь они смогут пройти от одного пятна до другого. Если скорость поверхностного течения колеблется от 6 до 16 см. с^{-1} (отчет по 23-му рейсу) и рачки, перемещаясь горизонтально, не двигаются против течения, то за 6 ч движения по прямой они смогли бы преодолеть расстояние в 210 - 1150 м. Однако, как показали непосредственные наблюдения многих авторов (Bainbridge, 1952; Петипа, 1981; Ramcharan, Sprules, 1989 и др.), зоопланктонты часто меняют направление движения. Даже плавая по горизонтали в одном направлении, особи копепод осуществляют ... движение по зигзагообразной траектории. Это в конечном счете, примерно в 3 раза сокращает рассчитанный путь. Таким образом, двигаясь от пятна к пятну с указанной выше скоростью, за 6 ч копеподы смогли бы преодолеть лишь около 70-380 м пути по прямой.

По данным П.В. Щербатенко (гл. 9), на обоих полигонах, исследованных в 1987 г., расстояние между пятнами планктона в поверхностном слое было примерно одинаковым и колебалось в пределах 90-170 м. Из приведенных выше расчетов следует, что расстояния, которые способны пройти копеподы в горизонтальном направлении за 6 часов при поиске пищи того же порядка, что и масштаб пятнистости, имевший место в тропических водах Индийского океана в 1987 г. Это позволяет предположить, что полученные нами величины общего обмена ... не слишком далеки от реальных, а рассчитанные на их основе пищевые потребности некоторых видов копепод могли быть удовлетворены. Следует подчеркнуть, что такие примерные расчеты можно принимать во внимание в том случае, если степень активности особей в аквариумах со скоростью в пределах 1,1-5,3 см. с^{-1} соответствовала природной. Однако сведений о движении копепод в естественных условиях еще слишком мало. Если популяции копепод находятся в состоянии диапаузы или концентрируются у дна в прибрежных районах (Кос, 1969; Alldredge et al., 1984; Ueda et al., 1983), то движение у них практически отсутствует, ибо

они не питаются. По очень малочисленным подводным наблюдениям *in situ*, копеподы мало подвижны и двигаются в вертикальном направлении со скоростью 0,38 см. с⁻¹ (Виноградов, Шушкина, 1982; Bainbridge, 1952; Vinogradov et al., 1985).

Непосредственные наблюдения за поведением копепод в море – это именно тот путь, который позволит гидробиологам убедиться в том, что активность планктонных организмов, наблюдаемая в лабораторных условиях, соответствует или по крайней мере приближается к природной. Однако имеется скептическое отношение некоторых исследователей на этот счет. М. Р. Лэндри и В.Л. Фагернесс, например, считают, что получить в эксперименте при существующей сейчас методике измерений величину обмена у копепод, адекватную природной, нереально из-за невозможности соотнести объем respirometra со степенью двигательной активности особей (Landry, Fagerness, 1988). К сожалению, наблюдений *in situ* чрезвычайно мало и использующиеся при этом подводные аппараты пока не могут обойтись без достаточно сильного освещения на глубине, что, скорее всего, отрицательно действует на поведение наблюдаемых в море видов планктона. Перспективы исследования поведения зоопланктонных организмов хорошо обоснованы и четко сформулированы на симпозиуме, прошедшем в США ... Ведущие ученые в этой области считают, что прогресс в значительной мере зависит от разработки и применения новых методов, приборов и оборудования (Price, et al., 1988).

Изложенные выше материалы позволяют заключить следующее:

1. Создавая в эксперименте для копепод условия, максимально приближающиеся к природным, возможно получить величину общего энергетического обмена, включающего основной, активный обмен, затраты на осуществление “пассивных состояний” и размножение. Для взрослых копепод с разными экологическими особенностями в диапазоне сухой массы тела от 0.013 – 0.893 мг (0.030 – 2.07 кал.) их общий обмен может отражать энергетические затраты при поиске пищевых объектов и зависит в первую очередь от степени двигательной активности вида.
2. Интенсивность общего обмена взрослых копепод, выловленных из популяций с низкой плотностью в среднем выше, чем у особей из естественных скоплений с высокой плотностью.
3. В исследованном диапазоне массы тела ... у экологически разных видов копепод величина общего энергетического обмена может превышать основной в 3-12 раз. Различия более значительны у активно мигрирующих видов и увеличиваются в то время суток, когда эти миграции осуществляются в природных условиях.
4. Величина основного обмена у исследованных копепод мало вариабельна, консервативна и её абсолютное значение практически не зависит от экологии вида и колеблется в основном при изменении массы тела.
5. Установленный в районах исследованных полигонов масштаб пятнистости в распределении зоопланктонных видов и их кормовых объектов, а также примерные расчеты перемещения копепод от пятна к пятну, дают возможность предполагать, что полученные величины общего обмена у взрослых копепод не слишком далеки от свойственных им в природных условиях при поиске пищевых объектов.
6. Суточные энергетические затраты взрослых копепод, с учётом расходов на дыхание и размножение, составляли 33-96% средней массы тела. У представителей сем. Pontellidae – это 70%, у слабо-мигрирующих в природе видов, близких по экологии к *Scolecitrix danae* – 33%, у активных мигрантов, таких как *Euchaeta marina* и *Pleuromamma xiphias*, – до 96%.

ЗАВИСИМОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ УГЛЕРОДА В ТЕЛАХ КОПЕПОД ОТ БИОТИЧЕСКОЙ И АБИОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ВОД

13. 1. В В Е Д Е Н И Е

Определение содержания углерода в телах организмов и его динамики характеризует ряд процессов жизнедеятельности, прежде всего, процессов обмена веществ - питания и дыхания, баланса органического вещества. Результирующим показателем между приходом и расходом вещества в организме может служить количество содержащегося в нем углерода. По изменению этого количества можно судить об упитанности организмов и превалировании какого-либо из процессов обмена веществ. С другой стороны, определение содержания углерода в телах разных видов организмов позволяет охарактеризовать, как мы полагаем, не только их массы, но и сравнительную, примерную форму тела, или особенности строения. Иначе говоря, по содержанию углерода в ряду какой-либо группы организмов можно судить о соотношении их массы и формы тела. Количество углерода в телах организмов может также свидетельствовать о "кормности" (содержании органики) районов их обитания. В свою очередь, "кормность" района, обилие фито - и зоопланктона, взвеси, наличие богатых пятен планктона, как это было видно из предыдущих глав настоящей монографии, зависят в значительной степени от гидрологической и гидрофизической структуры вод. Из всего этого следует, что биотическая и абиотическая картины района определяют содержание и изменение количества углерода в телах разных организмов. Широкое использование углеродных единиц для оценки влияния факторов среды на процессы жизнедеятельности организмов и соотношения этих процессов внутри самого организма свидетельствует об их универсальности в большой значимости. Так, например, в экспериментальных работах Бретелера и Гонзалеса (Breteler, Gonzales, 1988) четко показано на углеродных единицах влияние концентрации пищи и температуры среды на размерный и весовой рост копепод и содержание у них жиров. Теслер и Тэрнер (Tesler, Turner, 1988) по углероду определили скорости потребления фитопланктона несколькими видами копепод, питающихся на континентальном мексиканском шельфе приподнятыми фитопланктонными скоплениями. Многие авторы в гидробиологических исследованиях также пользуются углеродными единицами. В данной главе мы покажем, как связано содержание углерода у разных видов копепод - веслоногих рачков - с формой и компактностью их тела, а также с условиями среды.

13. 2. АППАРАТУРА И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Содержание углерода в телах животных определяли химическим путем на приборе Люцарева, модифицированном в Институте биологии южных морей АН Украины В. Л. Бориченко (Петипа, 1986 а, 1986 б). Схема модифицированной аппаратуры изображена на рис. 136. В реактор 1 через горловину 2 засыпается ~ 1 г $K_2Cr_2O_7$ и ~ 0,7 г $Ag_2Cr_2O_7$, затем приливается около 20 мл H_2SO_4 (все реактивы химически чистые). Смесь перемешивается магнитной мешалкой 3 и нагревается лампами накаливания (4) до 130°C. Данная температура поддерживается с помощью контактного термометра (5), вставленного в боковой карман реактора и реле. Корзиночка (7) с рачками на загнутом конце пробки (8) вносится в реактор и поворотом пробки сбрасывается в серно-хромовую смесь. Выделившийся в результате окисления органического углерода пробой углекислый газ из реактора с потоком "газа - носителя", создаваемого компрессором (10), поступает в газопровывной сосуд (9) (в качестве "газа - носителя" используется воздух, очищенный от CO_2 в трубке с аскаритом (11) и проходящий через трубку с КОН (12), расход воздуха - 18 л•ч⁻¹). Газопровывной сосуд заполнен смесью растворов $Ba(H_2PO_4)_2$ и KI в концентрации по 50 г•л⁻¹ с добавлением HCl. В этом растворе углекислота очищается от примесей хлора, окислов азота и окислов серы. Далее "газ - носитель" с углекислым газом мелкими пузырьками проходит через поглотительный раствор катодной камеры

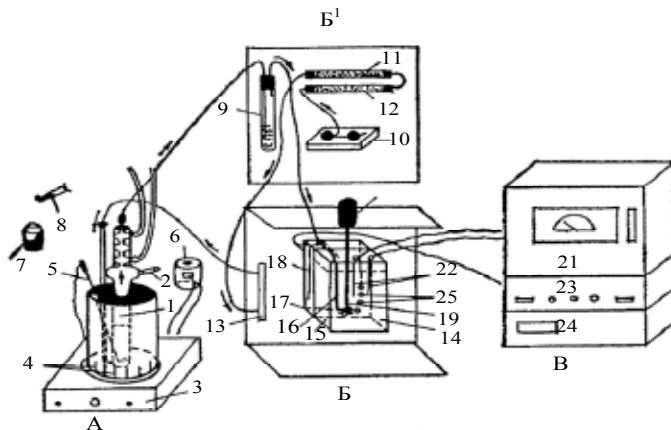


Рис. 136. Аппаратура для определения углерода в навесках и теле организмов.

А - блок реактора, Б - блок кулонометрической ячейки, Б¹ - задняя стенка блока кулонометрической ячейки, В - блок управления и регистрации: 1 - реактор, 2- горловина реактора, 3 - магнитная мешалка, 4 - лампы, 5 - контактный термометр, 6 - лабораторный автотрансформатор, 7 - корзиночка для пробы (высота 1 см, диаметр 0,7 см), 8 - пробка реактора с крючком для корзиночки, 9 - газопромывной сосуд, 10 - компрессор, 11 - трубка с аскаритом, 12 - трубка с КОН в таблетках, 13 - ротаметр, 14 - кулонометрическая ячейка, 15 - катодная камера, 16 - катод, 17 - анодная камера, 18 - анод, 19 - мешалка, 20 - электродвигатель УАД - 52, 21 - рН - метр - милливольтметр, 22 - измерительный и вспомогательный электроды рН - метра, 23 - блок автоматического титрования (БАТ), 24 - частотомер электронно-счетный, 25 - стабилизатор напряжения. Стрелками показано движение газа

(15) кулонометрической ячейки (14). Поглотительный раствор с $\text{pH } 10,2$ состоит из $\text{SrCl}_2 \cdot 6 \text{H}_2\text{O}$ + KCl (по $50 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$). Вспомогательный раствор анодной камеры (17) включает в себя KCl , $\text{K}_4[\text{Fe}(\text{CN})_6] \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ (по $50 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$) и $\text{Na}_2\text{BrO}_7 \cdot 10 \text{H}_2\text{O}$ ($1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$). Обе камеры соединены между собой полупроницаемой мембраной (целлофаном), что дает возможность растворам обмениваться ионами. В электролитической (кулонометрической) ячейке осуществляется кулонометрическое титрование, сущность которого заключается в следующем. Проходя через поглотительный раствор, CO_2 взаимодействует с ним, образуя трудно растворимую соль SrCO_3 . Для улучшения поглощения пузырьки газа (25) разбиваются мешалкой (19), приводимой в движение электродвигателем 20 (скорость вращения $3000 \text{ об} \cdot \text{мин}^{-1}$); pH раствора меняется по мере сжигания пробы и поступления CO_2 . Слежение за изменением pH осуществляется pH -метром (21) в комплексе с блоком автоматического титрования (БАТ) (23). Для восстановления заданного pH на катоде (16) протекает электрохимическая реакция (ток 16 мА) с образованием ионов OH^- , которые доводят pH раствора до заданной величины. Затраченное количество электричества пропорционально содержанию углерода в газовой смеси. Результаты анализов регистрируются на цифровом табло частотомера (24), подключенного к БАТ (23), и выражаются в мкг С на пробу. В нашем приборе в качестве анода (18) использована цинковая пластинка, а катод (16) (он же - газопроводная трубка) сделан из нержавеющей стали.

На определение содержания углерода в навеске, содержащей 100 - 150 мг углерода, затрачивается около 10 мин. Без смены окислительной смеси можно сжечь 10 - 12 проб. Для контроля за работой прибора в начале и конце серии определяется содержание углерода в 0,1 мл 0,1 N растворе щавелевой кислоты и вычисляется погрешность сжигания в %. Нежелательным моментом в работе прибора является возникновение фоновой электродвижущей силы, которую необходимо компенсировать. Величина тока компенсаций колеблется от 1,8 до 2,6 мА. Чтобы не наблюдалось искажения результатов, ток компенсации подбирался очень тщательно.

Для определения углерода в телах копепод отбирали свежепойманных животных, которых сразу же фиксировали слабым раствором серной кислоты. Затем определяли видовую принадлежность, измеряли общую длину под бинокляром МБС-1, быстро проводили через дистиллированную воду и помещали в чистую стеклянную корзиночку. При отборе копепод строго следили за целостностью их наружных покровов, отростков и конечностей. Пробы собирали в разное время суток. В каждую навеску помещали от 2 - 3 до 5 - 6 рачков одного вида и близкой длины, крупных рачков анализировали по - одному, самых мелких - в количестве 10 экз. Минимальная навеска - не менее 10 мкг. Ошибка анализов содержания углерода в копеподах составляла в среднем на I полигоне $\pm 2,1\%$, на II полигоне $\pm 1,8\%$, в нескольких случаях она колебалась в пределах $\pm 4 - 5\%$. В абсолютных единицах ошибка составляла около 1 - 3, иногда - до 5 мкг С.

Для каждого вида копепод и в целом для всех копепод по полигонам построены теоретические кривые методом наименьших квадратов и определены статистические показатели при 95 % вероятности. Рассчитаны средняя длина рачков по видам и группам, среднее содержание в них углерода, ошибки средних, дисперсия, среднеквадратичное отклонение, коэффициенты вариации и корреляции, доверительные интервалы параметров кривых. Теоретические кривые описаны зависимостью типа $C = AL^b$. Здесь C - содержание углерода в мкг на особь; L - общая длина тела рачков в мм. Сопоставление коэффициентов корреляции между общей длиной тела и содержанием углерода в рачках (как и других статистических оценок) свидетельствует о достаточно четкой связи этих показателей почти у всех исследованных видов или групп. На обоих полигонах коэффициент корреляции в среднем был равен 0,76 - 0,79, колеблясь в основном между 0,70 и 0,98. Только у форм с большими отростками и ветвистыми, обильно опушенными и придатками этот коэффициент снижается до 0,40 - 0,65. Используемая зависимость между содержанием C и длиной рачка сопоставима с другой аналогичной зависимостью, в которой длина заменена объемом тела V (Петипа, 1986 б). Однако, если во второй зависимости содержание углерода прямо пропорционально объему тела (показатель степени при V равен ~ 1), то в первой зависимости связь C с L (при правильно полученных коэффициентах пропорциональности) приближается в той или иной мере к кубической. Это приближение и характеризует связь содержания углерода с формой тела организмов.

13.3. УГЛЕРОД КОПЕПОД В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТИПА СТРОЕНИЯ ТЕЛА, ПИТАНИЯ И УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ

Изменение формы и плотности тела, наличие отростков обуславливают изменение массы организмов. Если рассматривать подобные по строению организмы, как, например, *Soropoda*, в ряду от удлинённых, с большими опушенными выростами форм, к шарообразным, с короткими придатками, при близком размере, то можно заметить, как возрастает масса. Иначе говоря, увеличение компактности формы тела, уменьшение числа и укорочение разветвленных придатков приводят к увеличению массы организмов. Эта зависимость проявляется еще более четко при утолщении покровов, уменьшении содержания воды и жира в организмах, большем уплотнении тканей.

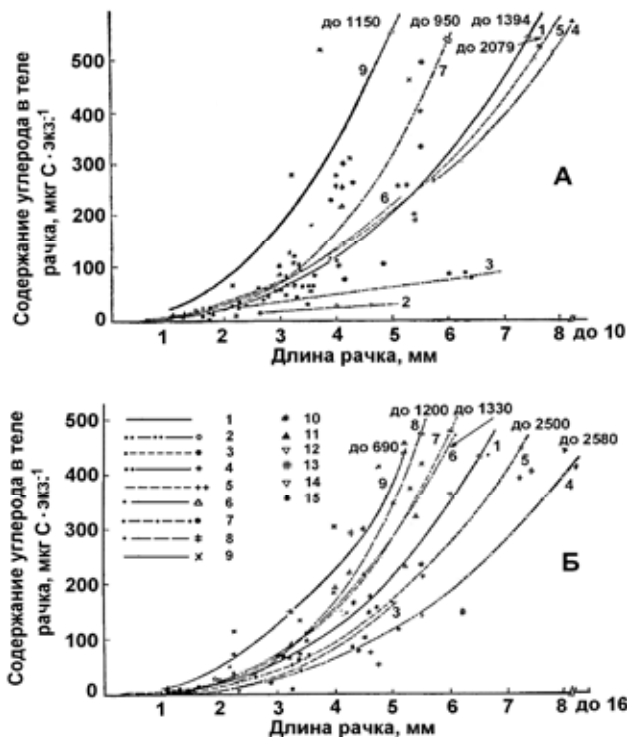


Рис. 137. Изменение содержания углерода у копепоид в зависимости от длины тела: А - 1 полигон; Б - 2 полигон. 1 - общее уравнение для всех исследованных видов $C_1 = 4,11 \cdot L^{2,43}$; $L_1 = 3,61 \pm 0,2$ мм; $C_1 = 165,46 \pm 31,8$ мкг · экз.⁻¹; $r_1 = 0,76$ (А); $C_2 = 3,07 \cdot L^{2,64}$; $L_2 = 4,31 \pm 0,2$ мм; $C_2 = 266,94$ мкг · экз.⁻¹; $r_2 = 0,79$ (Б); 2 - *Haloptilus*; 3 - *Eucalanus*, *Rhincalanus*; 4 - *Lucicutia*; 5 - *Pleuromamma*, *Gaussia*; 6 - *Pontella*, *Labidocera*; 7 - смесь мелких Calanoida (*Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Acrocalanus*, молодь), *Undinula*, *Calanus*, *Temora*, *Acartia*, *Megacalanus*; 8 - *Euchaeta*, *Paraeuchaeta*, *Undeuchaeta*; 9 - *Scolecithrix*, *Euchirella*, *Chirundina*, *Gaetanus*, *Onchocalanus*; 10 - *Candacia*; 11 - *Oncaea*; 12 - *Oithona*; 13 - *Corycaeus*; 14 - *Sapphirina*; 15 - *Copilia*. Уравнения для отдельных групп в таблице 46.

Отмеченная закономерность (как было показано в методической части) может быть выражена зависимостью содержания углерода в теле копепоид, что характеризует массу тела, от их длины (табл. 46). На рис. 137 показаны результаты конкретных анализов и теоретические кривые этой зависимости для выделенных групп копепоид на обоих полигонах.

Т а б л и ц а 46. Зависимость содержания углерода в теле копепоид от общей длины тела рачков из южной (I полигон) и северной (II полигон) областей приэкваториальной дивергенции Индийского океана

Группа, вид, стадия	Количество анализов	Средняя длина (L), мм	Содержание углерода (C) мкг·экз ⁻¹		
1	2	3	4		
I полигон					
<i>Haloptilus longicornis</i> cop. V, ♀, <i>H. ornatus</i> ♀	5	3,74	21,88	C = 9,98·L ^{1,13}	C = 2,98·L ^{1,5}
<i>Rhincalanus cornutus</i> ♀	3	3,41	62,61		
<i>Eucalanus subtenius</i> , <i>E. mucronatus</i> cop. V, ♀, <i>E. attenuatus</i> ♀	4	3,15	39,50		
<i>E. elongatus hyalinus</i> ♀	4	5,71	81,30		
<i>Pleuromamma gracilis</i> cop. V ♀, ♂	10	2,8	45,00	C = 5,02·L ^{2,364}	C = 8,27·L ^{2,00}
<i>P. abdominalis</i> ♀	4	3,22	98,28		
<i>P. xiphias</i> ♀, ♂	6	5,16	247,44		
<i>Lucicutia maxima</i> ♂	2	7,0	415,35	C =	
<i>Gaussia princeps</i> ♀	2	11,25	207,90		
<i>Pontella fera</i> ♀, ♂	5	2,88	58,54	C = 6,24·L ^{2,22}	
<i>P. plumata</i> cop. V, ♀, ♂	3	1,56	18,41		
<i>Labidocera</i> spp. ♀, ♂	2	4,10	217,00		
Смесь мелких Calanoida: <i>Paracalanus</i> spp., <i>Clausocalanus furcatus</i> , <i>Acrocalanus</i> spp. и др. ♀, ♂	2 (7 экз.)	1,09	4,00	C = 2,95·L ^{2,91}	
<i>Undinula darwini</i> ♀	1 (6 экз.)	1,83	9,00		
<i>U. vulgaris</i> ♀, ♂	3	2,09	27,0		
<i>Calanus gracilis</i> cop. V, ♀	2	2,82	59,70		
<i>C. robustior</i> ♀	3	3,72	153,84		
<i>Temora stylifera</i> ♀	1 (7 экз.)	1,72	12,70		
<i>Acartia</i> spp. ♀	1 (6 экз.)	1,61	4,50		
<i>Candacia pachydactyla</i> ♀	1 (3 экз.)	2,12	32,70		
<i>Euchaeta rimana</i> , <i>E. spinosa</i> , <i>E. acuta</i> ♀ с яйцами и без яиц, ♂	8	4,17	207,00	C = 12,2·L ^{2,15}	
<i>Undeuchaeta major</i> , <i>U. plumosa</i> , <i>U. spp.</i> cop. V, ♀	7	4,18	259,27		
<i>Scolecithrix danae</i> ♀	1 (4 экз.)	2,15	65,80	C = 17,45·L ^{2,15}	
<i>Euchirella brevis</i> , <i>E. rostrata</i> , <i>E. messinensis</i> , <i>E. bitumida</i> cop. V, ♀	4	4,34	501,42		
<i>Chirundina streetsii</i> ♀	1 (1 экз.)	5,33	458,00		
<i>Oncaea venusta</i> ♀ с яйцами и без яиц, cop. V, ♂	4	1,18	8,56		
<i>Oithona</i> spp. ♀, ♂	1 (3 экз.)	1,75	2,34		
<i>Corycaeus</i> spp. ♀, ♂	1 (8 экз.)	2,2	9,10		

1	2	3	4		
II ПОЛИГОН					
<i>Rhincalanus nasutus</i> , <i>R. cornutus</i> <i>cop. V</i> , ♀	4	3,54	65,90		C= 1,16·L ^{3,08}
<i>Lucicutia ovalis</i> ♀, ♂, <i>L. lucida</i> ♀	1 (5 экз.)	1,52	5,88	C = 1,59·L ^{2,66}	
<i>L. sp.</i> (глубоководная) ♀	2	7,30	391,50		
<i>L. sp.</i> (у поверхности) ♀	4	5,09	117,88		
<i>Pleuromamma gracilis</i> ♀	1 (4 экз.)	2,63	29,50	C = 1,309·L ^{3,07}	C = 1,79·L ^{2,83}
<i>P. abdominalis</i> ♀	2	3,31	46,60		
<i>P. xiphias</i> ♀, ♂,	30	4,56	146,80		
<i>Gaussia princeps cop. IV</i> , ♀, ♂	5	9,30	1551,2		
<i>Pontella spp. cop. IV-V</i> , ♀	4	3,05	71,77	C = 1,79·L ^{2,83}	
<i>Labidocera spp.</i> ♀, ♂	5	4,81	280,60		
Смесь мелких <i>Calanoida cop.</i> , ♀, ♂	1(10 экз)	0,64	0,57	C = 2,86·L ^{2,73}	
<i>Paracalanus spp.</i> , <i>Clausocalanus</i> <i>spp. cop.</i> , ♀, ♂	4	1,21	5,18		
<i>Undinula darwini</i> , <i>U. vulgaris</i> ♀, ♂, <i>cop</i>	2	2,41	34,85		
<i>Calanus gracilis</i> ♀	2	3,05	67,70		
<i>Temota stylifera</i> ♀, ♂	2	1,68	10,50		
<i>Calanus spp. cop.</i>	1 (1 экз.)	6,00	873,00		
<i>Megacalanus princeps</i>	2	9,12	1125,3		
<i>Candacia ethiopica</i> ♀	1 (1 экз.)	2,25	68,20		
<i>Euchaeta rimana</i> ♀, <i>E. wolfendeni</i> <i>cop.</i>	2	2,93	45,00	C = 1,45·L ^{3,4}	
<i>E. spinosa</i> ♀	2	5,75	297,10		
<i>Paraeuchaeta barbata</i> ♀	2	6,00	1033,0		
<i>Undeuchaeta major</i> , <i>U. plumosa V</i> <i>cop.</i> , ♀	4	3,68	202,08		
<i>Scolecithix danae</i> ♀	2	2,22	77,80	C = 10,17·L ^{2,28}	
<i>Euchirella brevis</i> , <i>E. maxima cop.</i> <i>IV</i> , ♀,	5	4,67	284,77		
<i>Gaetanus miles</i> , <i>G. kruppi, cop.</i> , ♀	3	4,35	410,80		
<i>Onchocalanus cristatus</i> ♀	1 (1 экз.)	7,9	1330,0		
<i>Oncaea spp. cop. III – V</i> , ♀, ♂	2	0,87	6,98		
<i>Copilia spp.</i> ♀	1 (1 экз.)	3,25	6,00		
<i>Sapphirina spp.</i> , <i>cop.</i> , ♀	3	1,95	11,50		

Распределение конкретных данных по содержанию углерода и кривых (2 - 9) на рис. 137 при достаточно большом диапазоне длин рачков каждого вида или группы видов (от 1 до 12 мм) происходит в определенной последовательности: увеличение компактности строения тела (уменьшение длины брюшка по сравнению с головогрудью, расширение головогруды и брюшка относительно их длины, укорочение и оголение придатков) и плотности тканей (утончение покровов, уменьшение содержания воды и жира, развитие плотных пучков мышц) сопровождается более высоким содержанием в них углерода и более крутым подъемом кривых зависимости C от L .

Так, содержание C в группе "*Haloptilus*" (сем. Augaptilidae, кривая 2) наиболее низко вследствие того, что животные имеют прозрачное тело с тонкими покровами и водянистыми тканями, а также ветвистые, обильно опушенные длинные ротовые придатки. Форма тела, обычная для копепод, здесь в меньшей степени влияет на содержание C . Тело удлинено-овальное, иногда расширенная головогрудь, как у *Pachyptilus abbreviatus*, брюшко укороченное (в 1,75 - 2 раза ширина меньше длины, длина брюшка относится к длине головогруды как 1/4,5 - 1/4,7), ширина головогруды в 2,64 раза меньше ее длины. Близкое содержание C (кривая 3) обнаружено у представителей сем. Eucalanidae (группа "*Eucalanus*"), которые также отличаются тонкими прозрачными покровами, неплотными тканями и длинными разветвленными опушенными придатками. Кроме того, они часто содержат большое количество жира. Эта группа на II полигоне (рис. 139 Б) имела довольно высокое содержание C , так как состояла только из *Rhincalanus*, который более компактен и у которого очень длинных, обильно опушенных придатков нет. Показатели степени при L у этих двух групп (1,13 - 1,5) и коэффициенты корреляции (0,40 - 0,65) наиболее низкие.

У следующей группы - "*Lucicutia*" (кривая 4) - имеются свойства как меньшей, так и большей компактности. Прозрачные тонкие покровы, неплотные ткани и длинное узкое брюшко (его длина только в 1,33 раза короче головогруды) - черты малой компактности. Но короткие малоопушенные придатки и относительно широкая головогрудь (ширина в 2,4 раза меньше длины) способствуют увеличению компактности. В результате содержание углерода у *Lucicutia* более высокое, чем у предыдущих групп, кривая 4 поднимается круче. Показатель степени при L больше 2, коэффициент корреляции равен 0,76. Следующая группа - "*Pleuromamma*" и "*Gaussia*" - относится к сем. Metridinidae (кривая 5). И у мелких (2 мм), и у крупных (4 - 10 мм) форм тело относительно прозрачное, но покровы и ткани более плотные, а брюшко имеет тенденцию к укорочению - в 1,33 - 2,3 раза короче головогруды. Ширина последней в 3 раза меньше длины. Представители этой группы отличные мигранты, поэтому они имеют плотные, хорошо развитые мышцы. Содержание углерода у них еще выше, и кривая 5 поднимается круче, чем у "*Lucicutia*". Коэффициент корреляции - 0,7 - 0,88. Показатель степени при L 2,36 - 3,08.

Группа "*Pontella* - *Labidocera*" (сем. Pontellidae, кривая 6) характеризуется окрашенными в сине-зеленый цвет, совсем непрозрачными покровами и достаточно плотными тканями. Рачки имеют широкое (ширина вдвое меньше длины) и короткое брюшко. Длина брюшка уже в 3 - 3,7 раза короче головогруды. Представители этой группы живут в приповерхностных слоях морей, поэтому плотные покровы необходимы им для защиты от ультрафиолетовых лучей, а упругие мышцы - для быстрых бросков при ловле жертв и избегании хищников. Содержание C в теле высокое. Показатель степени при L 2,22 - 2,7. Коэффициент корреляции 0,79.

Наиболее компактные формы тела, и наибольшее содержание углерода обнаружены у группы "*Scolecithrix* - *Euchirella*" (сем. Scolecithricidae, Aetideidae, кривая 9). Представители этой группы имеют самое короткое и широкое брюшко (длина брюшка в 3 - 5 раз короче головогруды, ширина в 2 раза меньше длины или еще шире). Головогрудь широкая, округлая, ее ширина в 2 (или менее) раза меньше длины. Покровы и ткани очень плотные. Кривая возрастает наиболее круто. Показатель степени при L (2,15 - 2,28) не высок при очень высоком коэффициенте пропорциональности A (табл. 51). Коэффициент корреляции 0,70 - 0,92.

Группы "*Calanus*" и "*Euchaeta – Undeuchaeta*" (кривые 7, 8) занимают промежуточное положение между двумя предыдущими. К ним относятся мелкие и крупные виды (от 0,6 до 8 - 12 мм) из сем. Calanidae, Paracalanidae, Pseudocalanidae, Temoridae Acartiidae, Phaennidae (кривая 7) и из сем. Euchaetidae, Aetideidae (кривая 8). Группа "*Calanus*" имеет довольно большой диапазон колебаний основных, рассматриваемых выше, соотношений. Так, у различных видов длина брюшка в 1,5 - 3,6 раза короче головогруды, а ширина головогруды в 1,7 - 3 раза меньше ее длины. Тело полупрозрачное, покровы средней плотности. Основные мелкие представители обитают в верхнем 200 - метровом слое и находятся в постоянном движении, крупные активно мигрируют, имеют хорошо развитые мышцы. Группа "*Euchaeta*" (кривая 8) состоит из активных хищников, имеющих более плотные покровы и мышцы. Большинство видов - мигранты. Длина брюшка у них в 1,75 - 4 раза меньше длины головогруды, ширина головогруды в 2,6 - 3 раза меньше ее длины. Показатель степени при L у обеих групп колеблется между 2,73 и 3,40. Коэффициент корреляции 0,70 - 0,98.

Итак, сопоставляя все группы между собой, можно видеть, как последовательное возрастание компактности формы тела и плотности тканей у копепоид приводит к более резкому увеличению содержания углерода в теле. Эта зависимость и уравнения дают возможность судить о среднем количестве углерода в копеподах разной формы, приходящемся на единицу их длины.

К тому же выводу можно прийти в результате анализа прямого отношения среднего количества содержащегося в теле углерода (C) к средней длине (L) из экспериментальных данных. В ряду выделенных групп копепоид на I и II полигонах наблюдаются характерные соотношения отмеченной зависимости (табл. 47). Более корректные соотношения могут быть найдены из теоретических уравнений (табл. 48). Низкие значения C/L у Pontellidae получены вследствие наличия для них только дневных или ночных данных, тогда как максимальная интенсивность питания наблюдается у этой группы на рассвете и при закате. Кроме того, присутствие IV копепоидов, как и в других группах, в значительной мере снижает величины содержания C . В группе "*Calanus*" отношение C/L ниже нормы также вследствие преобладания мелких видов, пойманных только днем.

Т а б л и ц а 47. Количество углерода (мкг), приходящееся на 1 мм длины тела копепоид (по экспериментальным материалам)

Группа	C/L	
	I полигон	II полигон
" <i>Haloptilus</i> "	5,8	-
" <i>Eucalanus</i> , <i>Rhincalanus</i> "	12,9	18,6
" <i>Lucicutia</i> "	59,3 (крупные формы)	34,6
" <i>Pleuromamma</i> , <i>Gaussia</i> "	68,1	69,4
" <i>Pontella</i> , <i>Labi-</i> <i>docera</i> "	24,5(день)	46,6 (с сор. IV, V, день, ночь)
" <i>Calanus</i> "	22,9 (мелкие виды; день)	82,1
" <i>Euchaeta</i> , <i>Un-</i> <i>deuchaeta</i> "	57,1 (с сор. V)	79,5
" <i>Scolecithrix</i> , <i>Euchirella</i> "	102,1	85,6 (с сор. IV, V)

Т а б л и ц а 48. Суточные изменения среднего содержания углерода (мкг)

Группы и виды	Ночь		День	
	абсолютные значения <i>C</i>	<i>C/L</i>	абсолютные значения <i>C</i>	<i>C/L</i>
I полигон				
" <i>Haloptilus</i> "				
<i>H. longicornis</i> ,	26,2	6,5	19,6	5,4
<i>H. ornatus</i>				
" <i>Eucalanus</i> "				
<i>Rincalanus cornutus</i>	62,2	18,4	60,4	17,3
" <i>Lucicutia</i> "				
<i>L. maxima</i>	564,0	68,3	266,7	46,4
" <i>Pleuromamma, Gaussia</i> "				
<i>P. abdominalis</i> ,	250,7	50,0	93,3	25,9
<i>P. xiphias</i>				
<i>Gaussia princeps</i>	2079,0	184,8	-	-
" <i>Pontella, Labidocera</i> "	-	-	62,8	24,5
" <i>Calanus</i> "				
<i>C. gracilis, C. robustior</i>	155,0	43,8	60,4	23,0
" <i>Euchaeta, Undeuchaeta</i> "	335,6	73,0	112,3	30,5
" <i>Scolecithrix, Euchirella</i> "	492,0	109,5	65,8	30,6
<i>E. bitumida</i> ,	902,7	145,6	458,0	86,0
<i>Chirundina streetsii</i>				
II полигон				
" <i>Eucalanus</i> "				
<i>Rhincalanus nasutus, R. cornutus</i>	109,0	31,1	51,6	14,52
" <i>Lucicutia</i> " (разные)	222,8	37,8	73,1	20,9
" <i>Pleuromamma, Gaussia</i> "				
<i>P. xiphias</i>	146,8	32,19	-	-
<i>G. princeps</i>	1902,0	188,6	-	-
" <i>Pontella, Labidocera</i> "	334,3	63,0	114,5	33,7
" <i>Calanus</i> "	458,5	103,5	23,0	12,4
" <i>Euchaeta, Undeuchaeta</i> "	434,0	89,1	68,0	19,1
" <i>Scolecithrix, Euchirella</i> "	478,0	103,3	126,5	36,4

Четкие различия в содержании углерода обнаружены у копепоид в разное время суток. Как правило, количество углерода ночью выше, чем днем, так как ночью рачки более интенсивно питаются и накапливают в своем теле органическое вещество. Особенно это свойственно мигрирующим видам и возрастным стадиям, которые поднимаются из глубинных слоев в поверхностные для питания, размножения и откладки яиц (табл. 47). Виды, обитающие в 200-метровом поверхностном слое, питаются и размножаются круглосуточно, часто интенсивнее днем, чем ночью, или утром и вечером при восходе и закате солнца, так как в поверхностных слоях обычно много мелкой растительной, и животной пищи. Слабо мигрирующие виды, такие, как *Eucalanus* и *Rhincalanus*, обитающие на глубинах 200 - 300 м, также часто питаются и накапливают углерод равномерно днем и ночью (табл. 48, I полигон). В большинстве случаев ночное содержание углерода в телах копепоид превышало дневное в 2 - 3 раза (*Euchirella*, *Euchaeta*, *Calanus*, *Pleuromamma*), иногда в 4 - 8 раз (*Undeuchacta*, некоторые *Calanidae* на II полигоне).

Содержание углерода в телах копепоид или их упитанность зависит в значительной степени от "кормности" района. Как отмечалось в 1, 6 - 10-й главах, наибольшее количество фито- и зоопланктона и их скоплений встречалось в северной экосистеме I полигона, севернее оси дивергенции. Зоны наибольшей массы фитопланктона, хлорофилла "а" и первичной продукции были обнаружены или в основной струе циклонических круговоротов при слабом (иногда относительно сильно) подъеме вод, или на стыке циклонических и антициклонических круговоротов на границах между поднимающимися и опускающимися потоками, или на крайних перифериях антициклонов при слабом подъеме вод (глава 1). Во всех этих случаях обогащение вод биогенными элементами способствует интенсивному развитию автотрофов.

При встречах потоков чаще всего на границах водных масс возникают большие градиенты температуры, плотности и скорости течений. Именно здесь образуются плотные скопления планктона. На пятнах хлорофилла с максимальной первичной продукцией развиваются обильные скопления микрозоопланктона, простейших и рачкового планктона. Однако простейшие в большом количестве приурочены к зоне основной дивергенции, а рачковый микрозоопланктон - к зонам стыка потоков, где обнаружено много хлорофилла и первичной продукции.

На рис. 16 (глава 1) показаны величины ночного и дневного содержания углерода в телах копепоид, выловленных в пятнах планктона и вне них на I полигоне. Так, в северной экосистеме в пятне планктона у ст. 3212 на границе конвергентных и дивергентных вод у крупных особей из группы "*Scolecithrix* - *Euchirella*" ночью обнаружено 492 мкг $C \cdot \text{экз.}^{-1}$, днем - 65 - 78, у *Euchaeta rimana*, *Undeuchacta plumosa* на ст. 3214 в поднимающемся потоке циклонического круговорота Ц₂ на границе с конвергентными водами ночью, под утро - 309 - 497, днем - 56 - 106 мкг $C \cdot \text{экз.}^{-1}$. Вне пятен в южной экосистеме в дивергентной и конвергентной зонах содержание углерода у копепоид ночью было в 2,5 - 4,5 раза ниже, чем в пятнах северной экосистемы, а днем - примерно то же количество, что и в северной экосистеме. Очевидно, в светлое время суток отмеченные виды и группы питаются и накапливают органическое вещество с одинаково низкой интенсивностью независимо от того, находят-ся они в пятнах или вне их, в богатой или бедной зоне.

Сравнение содержания углерода у копепоид на I и II полигонах приводит к следующим выводам. На II полигоне копепоиды, в целом, более упитанны, чем на I, и имеют меньший разброс величин, если судить по доверительному интервалу. Однако на I полигоне молодь и мелкие формы (до 3 мм) содержат больше углерода, чем на II. При размерах, больших, чем 3 мм, крупные всеядные, растительноядные и хищники на II полигоне более упитанны. Из отдельных групп на I полигоне по большей упитанности выделяются разные виды из сем *Calanidae*, *Paracalanidae*, *Pseudocalanidae*, *Temoridae*, а также виды родов *Pleuromamma* и *Euchirella*, на II полигоне больше углерода содержат *Pontellidae*, *Eucalanidae* и *Euchaetidae*. Крупные мигранты - *Gaussia princeps* - на I полигоне более богаты органическим веществом.

Влияние гидрологических факторов на упитанность копепоид наиболее четко проявляется в северной экосистеме I полигона. Как видно из сказанного выше, наибольшее количество углерода содержат копепоиды из более богатой северной экосистемы

Наибольшая упитанность рачков ($542 \text{ мкг } C \cdot \text{экз}^{-1}$) наблюдалась в зонах стыка разнородных течений или в конвергентной зоне с разными водными массами, как это происходило, например, в районе гидрологического буя, поставленного между ст. 3199 и 3202. Здесь периферийная струя основного циклонического течения Ц₁ сталкивалась с ветвью Южного Пассатного Течения, огибающей I полигон с западной стороны (см. гл. 1 и 2). Такая же картина с близкой упитанностью рачков, как упоминалось выше, наблюдалась между ст. 3212, 3213 и 3214 в зоне встречных поднимающихся и опускающихся вод, где обнаружена высокая пятнистость.

Наиболее низкие значения содержания C у копепоид - $4,8 \text{ мкг } C \cdot \text{экз}^{-1}$ - найдены на ст. 3204 в центральной части циклонического круговорота Ц₁. В этой области скорости вертикальных движений вод приближаются к нулевым.

Сопоставляя имеющиеся собственные и литературные материалы по углероду копепоид, можно видеть определенную взаимосвязь между гидрологическими факторами среды, образованием скоплений планктона, процессами питания и накопления углерода в телах организмов. Было выяснено, что в пограничных зонах между водными массами отдельными потоками или экосистемами образуются градиенты многих факторов. Вблизи таких градиентов возникают скопления самых различных организмов, которые вступают во взаимоотношения друг с другом. Прежде всего, это пищевые взаимоотношения, так как при совмещении или близком соседстве скоплений хищников и жертв начинается процесс потребления одних видов другими. Интенсивное питание в скоплениях пищи, в свою очередь, приводит к накоплению в телах потребителей, в частности копепоид, большого количества органического вещества - углерода, например в виде жиров, углеводов и т. п. Накопленное вещество затем может быть использовано копеподами для роста или откладки яиц. Последнее было подтверждено Маршалл и Орром (Marshall, Orr, 1955). Авторы показали, что для интенсивной откладки яиц копеподам необходимы интенсивное питание в большой массе водорослей, в частности диатомовых, и интенсивное накопление жира.

Таким образом, биотические факторы среды в морях и океанах через образование скоплений организмов вызывают интенсификацию важнейших процессов жизнедеятельности планктона.

13.4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, определение содержания углерода в морских организмах весьма актуально и может быть использовано для решения большого круга вопросов. Все разнообразие вопросов можно разделить на четыре группы.

1. Выявление зависимости содержания углерода в телах организмов от формы - компактности или типа строения тела (содержание углерода определяется в мкг на мм длины тела).

2. Выяснение роли факторов (гидрологических, физических, химических) среды на микро-, мелко-, мезо- и крупномасштабных уровнях в образовании скоплений организмов разной величины, формы, плотности и продолжительности существования. Оценка роли градиентов факторов. Характеристика так называемой "кормности" районов, акваторий. Роль времени суток.

3. Определение зависимости содержания углерода в телах организмов от характеристик скоплений разного типа.

4. Оценка функциональных скоростей процессов жизнедеятельности организмов по динамике содержания углерода в их телах. Выяснение соотношения процессов жизнедеятельности, таких, как потребление пищи, выделение непереваренных остатков, энергетический обмен, откладка яиц и др.

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ В ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ НА ГРАНИЦАХ РАЗДЕЛА ВОД В ДИВЕРГЕНТНЫХ ЗОНАХ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА.

14.1. ВВЕДЕНИЕ

Исследование морских экосистем затруднено большим числом компонентов (переменных) и связей, действующих между ними. Более полное описание этих связей требует синтеза множеств различных математических моделей и проведения большого комплекса экспериментальных исследований.

В данной работе поставлена следующая задача: на основании ряда наблюдений и представлений биологов о функционировании экосистем в исследованном районе Индийского океана (см. предыдущие главы) оценить характер взаимодействия основных компонентов экосистем и протекающих в них биологических процессов. Для анализа выбраны экосистемы на границах раздела водных масс. Статистической обработке подвергнуты экспериментальные данные, полученные в 23-м рейсе нис “Профессор Водяницкий” (февраль-март 1987 г.) в субэкваториальной дивергентной зоне Индийского океана, что является продолжением работ, начатых в 14-м рейсе нис “Профессор Водяницкий” (январь-март 1983 г.) (Андрюшенко, Макаров, 1986).

Имеющийся экспериментальный материал и постановка задачи показывают, что в данном случае предпочтительнее синтезировать математическую модель методом регрессионного анализа, так как дисперсионный анализ регрессионных уравнений позволяет оценивать степень воздействия измеряемых переменных друг на друга.

14.2. РЕГРЕССИОННЫЙ АНАЛИЗ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ

Основная задача регрессионного анализа состоит в синтезе математической модели исследуемого объекта на основе экспериментальных данных (Елисеева, Рукавишников, 1982; Вучков и др., 1987; Дрейпер, Смит, 1987).

При этом выделяют два вида переменных – зависимых y_1, y_2, \dots, y_n и независимых x_1, x_2, \dots, x_n .

Уравнение регрессии:

$$y_i = \beta_{oi} + \beta_{1i}x_1 + \beta_{2i}x_2 + \dots + \beta_{ki}x_k + \varepsilon_i \quad (28)$$

показывает изменение среднего значения выходного сигнала при изменениях факторов на входе x_1, \dots, x_k .

В уравнении (28) параметры $\beta_{oi}, \dots, \beta_{ki}$ и ошибка измерения ε_i не известны. Используя экспериментальные данные, можно вычислить значения b_{oi}, \dots, b_{ki} , которые являются оценками неизвестных параметров $\beta_{oi}, \dots, \beta_{ki}$.

При этом (28) примет вид:

$$y_{ip} = b_{oi} + b_{1i}x_1 + \dots + b_{ki}x_k + \varepsilon_i \quad (29)$$

где y_{ip} - предсказанное среднее значение y_i .

О качестве оценок b_{oi}, \dots, b_{ki} судят по величине

$$Q_{осм} = \sum_{u=1}^n (y_u - y_{up})^2. \quad (30)$$

При этом выделяют суммарную погрешность Q_u и погрешность, обусловленную регрессией Q_p , где

$$Q_y = \sum_{u=1}^n (y_u - y_{cp})^2; \quad y_{cp} = \frac{1}{n} \sum_{u=1}^n y_u; \quad (31)$$

При этом выделяют суммарную погрешность Q_y и погрешность, обусловленную регрессией Q_p , где

$$Q_p = \sum_{u=1}^n (y_{up} - y_{cp})^2 \quad (32)$$

Между выражениями (30)

– (32) справедливо соотношение

$$Q_y = Q_p + Q_{осм}, \quad (33)$$

где $Q_{осм}$ выражает влияние тех причин рассеивания y_1, \dots, y_n , которые не могут быть объяснены регрессией.

Представим (33) в виде

$$S^2_y = S^2_p + S^2_{осм}, \quad (34)$$

$$\text{где} \quad S^2_y = \frac{Q_y}{n-1}; \quad S^2_p = \frac{Q_p}{k-1}; \quad S^2_{осм} = \frac{Q_{осм}}{n-k}.$$

Отметим, что $S^2_{ост}$ – это несмещенная оценка дисперсии случайного возмущения (Афифи, Эйзен, 1982; Елисева, Рукавишников, 1982; Вучков и др., 1987). При этом о качестве регрессионной модели судят по величине

$$\gamma = \frac{S^2_y}{S^2_{осм}}, \quad (35)$$

показывающей, во сколько раз происходит снижение общей дисперсии y_1, \dots, y_n при использовании модели.

Шаговая регрессия. Наличие парной корреляции между переменными x_k и y_m может вызываться тем, что x и y коррелированы с переменной z , т.е. при этом между x_k и y_m непосредственной связи может и не быть.

Чтобы определить действительную связь между x_k и y_m нужно найти корреляцию между x_k и y_m при условии, что остальные переменные принимают фиксированные значения. Для этого определяют частный коэффициент корреляции $\rho_{lk.e}$ (Вучков и др., 1987).

Величина $\rho_{lk.e}$ – это мера линейной зависимости между y_m и x_k после вычитания эффекта взаимодействия y_m и x_k с другими переменными. Будем вычислять $\rho_{lk.e}$ по выражению (36)

$$\rho_{y_m, x_k, x_1 \dots x_{k-1}} = \sqrt{\frac{\rho^2_{y_m, x_1 \dots x_k} - \rho^2_{y_m, x_k \dots x_{k-1}}}{1 - \rho^2_{y_m, x_1 \dots x_{k-1}}}}, \quad (36)$$

где $\rho_{y_m, x_k, x_1 \dots x_k}$ – доля дисперсии Y , объясняемая регрессионной зависимостью Y с x_1, \dots, x_k , т.е.

$$\rho_{y m \cdot x_1 \dots x_k}^2 = \frac{\sigma_y^2 - \sigma^2}{\sigma_y^2}. \quad (37)$$

С другой стороны величина $\rho_{y m \cdot x_k \cdot x_1 \dots x_{k-1}}$ - это доля остаточной дисперсии Y , объясняемая добавлением переменной x_k к набору x_1, \dots, x_{k-1} .

В методе шаговой регрессии сначала задаются двумя табличными значениями F -распределения; $F_{вкл.}$ - для включения переменных x_j и $F_{иск.}$ - для исключения переменных x_j .

Сначала включают переменную x_i из $x_1 \dots x_k$ по максимальному частному коэффициенту корреляции. Если соответствующее частное значение F - критерия будет больше $F_{вкл.}$, то x_i включают.

Затем таким же образом включают x_r из $x_1 \dots x_k$. Проверяют коррелированность x_i и x_r по частному F -критерию (F_{min}) и сравнивают его с $F_{иск.}$. Если $F_{min} < F_{иск.}$, то x_r исключают из модели. Затем процедуру повторяют для остальных переменных x_j .

Для табличных значений $F_{вкл.}$ и $F_{иск.}$ обычно выбирают одинаковые уровни значимости α (обычно $\alpha = 0,05$).

14.3. РЕЗУЛЬТАТЫ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ ДАННЫХ ПО ВЫБРАННЫМ РАЙОНАМ НА ГЛУБИНАХ РАЗДЕЛА ВОД

Исследуемый I полигон 23-го рейса нис “Профессор Водяницкий” на основании различий в гидрологических характеристиках был разбит на два района - S_1 и S_2 (северная и южная части). В каждом из районов проводились измерения на трех горизонтах: на поверхности, на глубине максимального градиента плотности или на верхней границе термоклина, на глубине второго по величине градиента плотности. Рассматривались следующие измеряемые переменные (см. соотв. главы):

- x_1 - биомасса Protozoa, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$;
- x_2 - биомасса мелких Copepoda, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$;
- x_3 - концентрация хлорофилла a , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$;
- x_4 - первичная продукция, $\text{мг} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$;
- x_5 - фосфаты (P - PO_4), $\text{мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$;
- x_6 - содержание взвешенного органического азота, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$;
- x_7 - содержание взвешенного органического углерода, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$;
- x_8 - условная плотность, ;
- x_9 - соленость (S), ‰;
- x_{10} - температура (t), $^{\circ}\text{C}$;
- x_{11} - содержание кислорода, $\text{мл} \cdot \text{л}^{-1}$.

Таким образом, на полигоне было выделено шесть подрайонов:

- S_{01} - поверхность воды для S_1 ;
- S_{02} - поверхность воды для S_2 ;
- S_{11} - горизонт верхнего градиента максимальной плотности для S_1 ;
- S_{12} - горизонт верхнего градиента максимальной плотности для S_2 ;
- S_{21} - горизонт второго по величине градиента плотности для S_1 ;
- S_{22} - горизонт второго по величине градиента плотности для S_2 .

Регрессионный анализ каждой из шести рассматриваемых частей полигона, или отдельных экосистем, позволил синтезировать шесть систем регрессионных моделей. Обработка произведена на PC/AT по программе “Statgraphics”.

Подрайон S_{01} . Для этого подрайона система регрессионных уравнений имеет вид:

$$\begin{aligned}
 x_1 &= -202 + 9x_8; \quad \Delta x_8 = 21; \\
 x_2 &= 19 - 51x_5; \quad \Delta x_5 = 26; \\
 x_3 &= 0,02 + 0,006x_4 + 0,2x_5; \quad \Delta x_4 = 20; \quad \Delta x_5 = 20; \\
 x_4 &= -2,4 + 34x_3 + 0,3x_6; \quad \Delta x_5 = 20; \quad \Delta x_6 = 13; \\
 x_5 &= 0,2 - 0,005x_2; \quad \Delta x_2 = 26; \\
 x_6 &= -2,7 + 0,2x_7 + 0,1x_2; \quad \Delta x_7 = 44; \quad \Delta x_2 = 8; \\
 x_7 &= 31 + 3x_6 - 0,6x_2; \quad \Delta x_6 = 45; \quad \Delta x_2 = 15; \quad \Delta x_5 = 70; \\
 x_8 &= 6,3 - 0,3x_{10} + 0,7x_9 - 0,1x_{11}; \quad \Delta x_{10} = 15; \quad \Delta x_5 = 70; \\
 x_9 &= -8 + 0,2x_{11} + 0,4x_{10} + 1,3x_8; \quad \Delta x_{20} = 20; \quad \Delta x_8 = 70; \\
 x_{10} &= -19 - 0,4x_{11} - 3x_6 + 2,2x_5; \quad \Delta x_{11} = 10; \quad \Delta x_8 = 20; \quad \Delta x_9 = 70; \\
 x_{11} &= -1,6 + 0,3x_8; \quad \Delta x_8 = 20,
 \end{aligned} \tag{38}$$

где Δx_i - вклад (в %) переменной x_i в дисперсию зависимой переменной x_3 . Из (38) следует, что например, регрессионная модель для переменной x_4 показывает влияние на нее двух переменных: x_3 (положительно) и x_6 (положительно). Причем x_3 объясняет 20% дисперсии x_4 , x_6 объясняет 13% дисперсии x_4 . Регрессионная модель в целом объясняет (20+13%) дисперсии x_4 .

Подрайон S_{02} . Для этого подрайона система регрессионных уравнений имеет вид :

Дисперсия переменной x_2 практически не зависит от колебаний остальных переменных x_1, x_3, \dots, x_{14} . Будем записывать это в виде $x_2 = mnp$.

$$\begin{aligned}
 x_1 &= -370 - 0,4x_7 + 13x_9; \quad \Delta x_7 = 14; \quad \Delta x_9 = 35; \\
 x_3 &= -1,6 + 0,006x_4 + 0,07x_8; \quad \Delta x_3 = 40; \quad \Delta x_8 = 18; \\
 x_4 &= 19 + 9x_3 - 0,9x_8; \quad \Delta x_3 = 40; \quad \Delta x_8 = 15; \\
 x_5 &= -3,8 + 0,6x_5 + 0,07x_9 + 0,3x_{11} - 0,02x_1; \quad \Delta x_3 = 25; \quad \Delta x_9 = 15; \quad \Delta x_1 = 10; \\
 &\quad \Delta x_{11} = 7; \\
 x_6 &= 6,8 - 1,5x_4; \quad \Delta x_4 = 13; \\
 x_7 &= -600 - x_1 + 22x_{12}; \quad \Delta x_1 = 13; \quad \Delta x_{10} = 37; \\
 x_8 &= 6 - 0,35x_{10} + 0,74x_9; \quad \Delta x_{10} = 75; \quad \Delta x_9 = 24,5; \\
 x_9 &= -8 + 0,46x_{10} + 1,3x_8; \quad \Delta x_8 = 95; \quad \Delta x_{10} = 70; \\
 x_{10} &= 17,3 - 2,9x_8; \quad \Delta x_8 = 29,7; \quad \Delta x_9 = 70; \\
 x_{11} &= mnp.
 \end{aligned} \tag{39}$$

Подрайон S_{11} . Этот подрайон характеризуется следующей системой регрессионных уравнений:

$$\begin{aligned}
 x_1 &= 210 - 12x_5 - 13x_{11} - 6x_8; \quad \Delta x_5 = 9; \quad \Delta x_{11} = 28; \quad \Delta x_8 = 18; \\
 x_2 &= mnp; \\
 x_3 &= -0,1 + 0,01x_4 + 0,03x_7 + 0,07x_5; \quad \Delta x_4 = 31; \quad \Delta x_7 = 20; \quad \Delta x_5 = 22; \\
 x_4 &= 4,6 + 3x_3 - 2,8x_5 - 0,1x_7; \quad \Delta x_3 = 32; \quad \Delta x_5 = 17; \quad \Delta x_7 = 16; \\
 x_5 &= -1,8 - 0,3x_{11} - 0,01x_1; \quad \Delta x_{11} = 37; \quad \Delta x_1 = 24; \\
 x_6 &= 5,8 - 1,2x_4; \quad \Delta x_4 = 32; \\
 x_7 &= 32 + 133x_3 - 2,8x_4; \quad \Delta x_3 = 22; \quad \Delta x_4 = 27; \\
 x_8 &= -4,6 + 0,003x_7 + x_9 - 0,3x_{10}; \quad \Delta x_7 = 14; \quad \Delta x_9 = 36; \quad \Delta x_{10} = 47; \\
 x_9 &= 8,4 + 0,9x_8 + 0,24x_{10}; \quad \Delta x_8 = 45; \quad \Delta x_{10} = 54,9; \\
 x_{10} &= -9,8 - 3,5x_8 - 0,3x_5 + 3,3x_9; \quad \Delta x_8 = 55; \quad \Delta x_5 = 20; \quad \Delta x_9 = 15; \\
 x_{11} &= 12,5 - 1,6x_5 - 0,04x_1; \quad \Delta x_5 = 45; \quad \Delta x_1 = 17.
 \end{aligned} \tag{40}$$

Подрайон S_{12} . Для этого подрайона система регрессионных уравнений имеет вид:

$$\begin{aligned}
 x_1 &= 611 + 0,2 x_2 + 2,7 x_4 - 17 x_9; \quad \Delta x_2 = 24; \quad \Delta x_9 = 25; \\
 x_2 &= -1539 + 21 x_5 + 1,8 x_1 + 44 x_{10}; \quad \Delta x_1 = 33; \quad \Delta x_5 = 15; \quad \Delta x_{10} = 15; \\
 x_3 &= 0,1 + 0,05 x_4 - 0,01 x_6; \quad \Delta x_4 = 37; \quad \Delta x_6 = 19; \\
 x_4 &= -1,5 + 8 x_3 + 0,02 x_7; \quad \Delta x_3 = 40; \quad \Delta x_7 = 16; \\
 x_5 &= 23 - 0,4 x_{12}; \quad x_{11} = 80; \\
 x_6 &= -94 - 31 x_3 + 0,6 x_{10}; \quad \Delta x_3 = 30; \quad \Delta x_{10} = 10; \\
 x_7 &= 43 + 9,7 x_4; \quad \Delta x_4 = 34; \\
 x_8 &= 15 - 0,3 x_{10}; \quad x_{10} = 97; \\
 x_9 &= 12,7 + 0,2 x_{10}; \quad \Delta x_{10} = 70; \\
 x_{10} &= -5,7 - 2,9 x_8; \quad \Delta x_8 = 97; \\
 x_{11} &= 5,4 - 2,3 x_5; \quad \Delta x_5 = 80.
 \end{aligned} \tag{41}$$

Подрайон S_{21} . Для этого подрайона система регрессионных уравнений имеет следующий вид:

$$\begin{aligned}
 x_1 &= 2,9 - 1,3 x_6 + 0,2 x_7; \quad \Delta x_7 = 25; \quad \Delta x_6 = 16; \\
 x_2 &= mnp; \\
 x_3 &= 0,3 + 0,02 x_4; \quad \Delta x_4 = 20; \\
 x_4 &= 0,8 + 9,4 x_3; \quad \Delta x_3 = 20; \\
 x_5 &= 2,2 - 0,4 x_1; \quad \Delta x_{11} = 57; \\
 x_6 &= 2,1 + 0,1 x_7 - 0,3 x_1; \quad \Delta x_1 = 32; \quad \Delta x_7 = 15; \\
 x_7 &= 20 + 3,2 x_6 + 1,3 x_1; \quad \Delta x_1 = 25; \quad \Delta x_6 = 16; \\
 x_8 &= 8,1 - 0,3 x_{10}; \quad \Delta x_{10} = 95; \\
 x_9 &= mnp; \\
 x_{10} &= 31 - 3,7 x_8; \quad \Delta x_8 = 96; \\
 x_{11} &= 3 - 1,2 x_5; \quad \Delta x_5 = 55.
 \end{aligned} \tag{42}$$

Подрайон S_{22} . Подрайон характеризуется следующей системой регрессионных уравнений:

$$\begin{aligned}
 x_1 &= 1784 - 50 x_9 - 0,2 x_4; \quad \Delta x_9 = 10; \quad \Delta x_7 = 20; \\
 x_2 &= 54 - 0,6 x_{10}; \quad \Delta x_{10} = 20; \\
 x_3 &= 0,5 - 0,03 x_6; \quad \Delta x_6 = 28; \\
 x_4 &= mnp; \\
 x_5 &= 2,1 - 0,3 x_{11}; \quad \Delta x_{11} = 84; \\
 x_6 &= 404 + 12 x_9 - 11 x_3 + 0,4 x_4; \quad \Delta x_4 = 14 \quad \Delta x_3 = 36; \quad \Delta x_9 = 7; \\
 x_7 &= 105 - 16 x_{11} + 4 x_4; \quad \Delta x_{11} = 20; \quad \Delta x_4 = 15; \\
 x_8 &= 8 + 0,6 x_9 - 0,3 x_{10}; \quad \Delta x_{10} = 90; \quad \Delta x_3 = 9,7; \\
 x_9 &= 35 - 0,1 x_5 - 0,003 x_1; \quad \Delta x_1 = 14; \quad \Delta x_5 = 10; \\
 x_{10} &= 29 - 0,3 x_5 - 3,6 x_8; \quad \Delta x_8 = 90; \quad \Delta x_5 = 9,7; \\
 x_{11} &= 5,8 - 2,5 x_5; \quad \Delta x_5 = 84.
 \end{aligned} \tag{43}$$

14.4. ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЭКОСИСТЕМ НА ГРАНИЦАХ РАЗДЕЛА ВОД

Группируем измеряемые переменные x_i в четыре блока: гидрологический (B_1), включающий плотность, соленость, температуру (x_8, x_9, x_{10}); гидрохимический (B_2), состоящий из фосфатов, азота, углерода, взвеси и кислорода; автотрофный (B_3), включающий хлорофилл a и первичную продукцию; гетеротрофный (B_4), состоящий из простейших и мелких копепода.

Из дисперсионного анализа регрессионных уравнений (38) - (43) следует:

1. В северной части экосистемы количество взаимных связей больше, чем в южной. Однако в южной части они более интенсивны. Из этого следует, что экосистема в северной части должна быть более устойчивой, чем в южной.

2. В южной части полигона роль гетеротрофного блока в процессе передачи вещества и энергии между переменными экосистемы более значительна, чем в северной его части. Однако следует отметить, что гетеротрофный блок наименее обеспечен информацией. Это по-видимому, связано с двумя причинами : а) простейшие и мелкие копеподы (x_1 , x_2) , составляющие гетеротрофный блок, оказались изменчивыми во времени и пространстве; б) в работах отсутствовали наблюдения за компонентами, которые в значительной мере влияют на x_1 и x_2 . Очевидно, что частота измерений x_1 и x_2 должна быть значительно выше, чем частота измерений других компонентов (например, гидрологических). Особенно это касается переменной x_2 .

3. На I полигоне в основном наблюдаются взаимодействия гидрохимических показателей с автотрофными и гетеротрофными компонентами экосистемы. Следовательно, на этом полигоне гидрологические компоненты представляют центральный блок экосистемы, который определяет обмен веществом и энергией с другими блоками экосистемы.

4. Взаимодействие между гидрохимическим и автотрофным блоками в северной и южной частях экосистемы имеет качественное различие; в северной части полигона преобладает воздействие гидрохимического блока на автотрофный по сравнению с обратным воздействием, т.е. преобладают фотосинтезирующие процессы над деструкционными; в южной части полигона наблюдается обратная картина: преобладают деструкционные процессы над фотосинтетическими – гидрохимический блок пополняется биогенными элементами автотрофного блока.

5. На I полигоне у верхней границы термоклина над глубиной максимального градиента плотности и на глубине второго по величине градиента плотности обнаружена сильная отрицательная корреляционная зависимость между кислородом и фосфатами вследствие того, что при образовании фосфатов требуется много кислорода (Парсонс и др., 1982). При этом в южной части полигона корреляция значительно выше. Это подтверждает вывод о наличии значительных деструкционных процессов, особенно в южной части полигона.

6. Отметим, что между простейшими и мелкими копеподами (гетеротрофными переменными x_1 и x_2) только в южной части полигона у верхней границы термоклина наблюдается положительная корреляционная зависимость. Очевидно, эти компоненты связаны пищевыми взаимоотношениями, продукты которых (не переваренные остатки пищи) поступают в воду и, разрушаясь, пополняют количество биогенных элементов, что, в свою очередь, также подтверждает наличие деструкционных биологических процессов на юге полигона.

14.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Путем дисперсионного анализа регрессионных уравнений можно выявить основное различие северной и южной частей полигона – в северной части продукционные процессы преобладают над в южной части полигона. И, соответственно, деструкционные процессы в южной части значительнее, чем в северной.

Это различие, вероятно, вызвано разным характером гидродинамических процессов в обеих частях полигона. Если в северной части полигона преобладают подъем глубинных вод и циклонические циркуляции, то в южной – опускание поверхностных вод (см. гл. 1 и 2). Следовательно, в северной части полигона приток гидрохимических элементов с подъемом вод способствует значительному нарастанию продукционных про-

цессов. В южной части из-за опускания вод приток гидрохимических элементов происходит в основном за счет деструкционных процессов.

Сравним полученные данные с результатами 14-го рейса (Андрющенко, Макаров, 1986) (в обоих случаях измерения проводились примерно в один и тот же сезон и в одном и том же географическом районе).

Несмотря на различные задачи, решаемые при математической обработке экспериментальных наблюдений в рассматриваемых экспедициях, в обоих случаях одним из важных показателей оказалась связь кислород-фосфаты (мера оценки продукционно-деструкционных процессов). При этом в обоих случаях отрицательная связь кислород-фосфаты (с увеличением фосфатов уменьшается количество кислорода) оказалась сильнее в южной части полигона, чем в северной.

Вкратце остановимся на некоторых проблемах, возникающих при решении задач по вскрытию механизмов работы экосистем.

Проблема «черного ящика». Использование информации, содержащейся во входных и выходных сигналах, принципиально не позволяет решить задачу вскрытия механизмов работы экосистемы. Это объясняется тем, что различным возможным механизмам работы экосистемы соответствует одни и те же входные-выходные сигналы (даже без учета погрешности измерений). Привлечение дополнительной физической и биологической информации сужает множество полученных из модели механизмов работы экосистемы и позволяет приблизиться к выбору реальных механизмов.

Проблема лимитирующих факторов. Из множества факторов, влияющих на поведение экосистемы, в конкретный период времени всегда заметно действует сравнительно небольшое их число. Экспериментальные наблюдения способны улавливать только интенсивно действующие факторы, которые обычно и рассматриваются при моделировании. Однако существуют факторы, даже малое воздействие которых оказывает значительное влияние на характер функционирования всей системы, изменяя направленность ее основных процессов. Это вызывает необходимость выявления подобных факторов и исследования чувствительности экосистемы.

Проблема прогноза. В силу различных обстоятельств набор основных факторов меняется во времени и пространстве. Без выявления характера таких изменений решение проблемы прогноза задач по вскрытию механизмов работы экосистемы представляется маловероятным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов Н. С., Боголюбов А. Г.* Экологические и генетические закономерности существования и эволюция видов. - Новосибирск: Наука, 1988. - 333с.
- Андрющенко А. А., Макаров О. М.* Математическая модель взаимодействия основных компонентов экологических систем в районах субэкваториальных дивергенций Индийского океана // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана - Киев: Наук. Думка, 1986. - С. 181 - 188.
- Апанасенко А. Д., Франк Н. А., Сидько Ф. Я.* Спектрофотометр для гидрооптических исследований ДСФГ - 2 // Оптические методы изучения океанов и внутренних водоемов. - Новосибирск: Наука, 1979. - С. 294 - 297.
- Арашкевич Е. Г.* Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // Океанология. - 1969. - 9, вып. 5. - С. 857 - 873.
- Артамонов Ю. В., Плотников В. А.* Вертикальная циркуляция вод в субэкваториальных районах Индийского океана // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана - Киев: Наук. Думка, 1986. - С. 40 - 45.
- Артамонов Ю. В.* Сезонная изменчивость основных гидрофизических характеристик Тропической Атлантики: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. - Севастополь, 1989. - 26 с.
- Афифи А., Эйзен С.* Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. - М.: Мир, 1982. - 488 с.
- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г.* Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. - Л., 1979. - С. 58 - 79.
- Баранов Е. И.* Структура и динамика вод системы Гольфстрима. - М.: Гидрометеоздат, 1988. - 230 с.
- Беклемишев К. В.* О влиянии выедания копеподами диатомей на ход численности последних на примере дальневосточных морей // Тр. ИОАН СССР. - 1955. - Т. 13. - С. 71 - 76.
- Беклемишев К. В.* Экология и биогеография пелагиали. - М.: Наука. 1969. - 291 с.
- Белойваненко В. И., Ерохин В. Е.* Камера-респирометр для определения динамики потребления кислорода водными организмами // Биология моря. - 1978. - Вып. 46. - С. 85-86.
- Белокопытин Ю. С.* О возможности измерения основного обмена у рыб // Гидробиол. журн. - 1968. - Т. 4, № 3. - С. 16 - 23.
- Белокопытин Ю. С.* Исследования основного обмена у черноморских рыб // Энергетический обмен водных животных. - М.: Наука, 1973. - С. 117 - 128.
- Биопродукционная система крупномасштабного океанического круговорота. - Киев: Наук. думка, 1984. - 264 с.
- Бордовский О. К., Гусарова А. И., Винтовкин В. Ф. и др.* Некоторые особенности химической структуры // Биогидрохимия северо-западной части Индийского океана. - М.: Наука, 1981. - С. 20 - 31.
- Булгаков Н. П., Безбородов А. А., Ашихмин В. М.* Тонкая структура кислорода в водах северо-западной части Тропической Атлантики // Докл. АН УССР. Сер. Б. - 1988. - № 10. - С. 7 - 10.
- Бурков В. А., Нейман В. Г.* Общая циркуляция вод Индийского океана // Гидрология Индийского океана. - М.: Наука, 1977. - С. 3 - 90.
- Бурков В. А.* Общая циркуляция Мирового океана. - Л.: Гидрометеоздат, 1980. - 253 с.
- Бурлакова З. П., Холодов В. И., Кузьменко Л. В.* Структура сообществ фитопланктона в районе вихревого образования в Саргассовом море // Экология моря. - 1983. - Вып. 13. - С. 3 - 13.

- Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д.* Исследование энергетических потоков в трофической сети планктонных сообществ с помощью объекто-ориентированной модели // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сб. науч. тр. Севастополь, 2004. - Вып. 10. - С. 322-331.
- Ведерников В. И.* Зависимость ассимиляционного числа и концентрации хлорофилла «а» от продуктивности вод в различных температурных областях Мирового океана // Океанология. - 1975. - Т.15, вып. 4. - С. 703 - 707.
- Винберг Г. Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. - Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956. - 251 с.
- Виноградов М. Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. - М.: Наука, 1968. - 320 с.
- Виноградов М.Е.* Пространственно-динамический аспект существования сообществ пелагиали // Биология океана. - М.: Наука, 1977. - С. 14 - 23.
- Виноградов М. Г., Воронина И. М., Суханова И. Н.* Горизонтальное распределение тропического планктона и его связь с некоторыми особенностями структур вод открытых районов океана // Океанология. - 1961. - Т. 1, вып. 2. - С. 283 - 293.
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А.* Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков и каланыса по наблюдениям из подводного аппарата «Аргус» // Океанология. - 1982. - Т.22, вып. 3. - С. 473 - 479.
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Арнаут Г. Н., Мусаева Э. И.* Сравнительная характеристика биомассы мезозoopланктона в водах разной трофности // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана. - М.: Наука, 1984. - С. 172 - 180.
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А.* Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. - М.: Наука, 1987. - 240 с.
- Воронина И. М.* Экосистемы пелагиали южного океана. - М.: Наука, 1984. - 206 с.
- Востоков С. В., Ведерников В. И.* Живое и неживое вещество органической взвеси в эвфотическом слое эпипелагиали океана // Океанология. - 1988. - Т.28, вып. 1. - С. 133 - 139.
- Вучков И., Безужиева Л., Солаков Е.* Прикладной линейный регрессионный анализ. - М.: Финансы и статистика, 1987. - 238 с.
- Георгиев Ю. С.* Некоторые представления о биогеографической структуре деятельного слоя в северной части Индийского океана, необходимые для моделирования его экосистемы: По материалам 1 - го рейса нис «Изумруд», февраль - март 1971 г. // Биология моря. - 1977. - Вып. 40. - С. 70 - 74.
- Головастов В. А. и др.* Особенности термодинамики и структуры вод тропической зоны Индийского океана // Первый глобальный эксперимент ПИГ АП. - Л.: Гидрометеиздат, 1982. - Т.4. - 208 с.
- Гольдберг Г. А.* Теоретическая модель пространственно-временной структуры планктонных полей // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана. - Киев: Наук. думка, 1986. - С. 79 - 89.
- Грейг - Смит П.* Количественная экология растений. - М.: Мир, 1967. - 359 с.
- Грудницкий В. А.* Типы переходных процессов энергетического обмена при внешних воздействиях на организм // Термодинамика и кинетика биологических процессов. - М.: Наука, 1980. - С. 266 - 282.
- Грузов Л.Н.* Продуктивная зона в Экваториальной Атлантике и механизм её формирования // Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы. - М.: Наука, 1969. - С. 258 - 266.
- Грузов Л.Н.* Формирование скоплений зоопланктона в пелагиали Гвинейского залива // Продуктивная зона экваториальной Атлантики и условия ее формирования. - Калининград, 1971. - С. 406-428. - (Тр. АтлантНИРО. - Вып. 37).

- Гутельмахер Б. Л. Радиоавтографический метод определения относительного значения отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона // Гидробиол. журн. - 1973. - Т. 9, № 1. - С. 103 - 107.
- Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого. - Л.: Наука, 1986. - 155 с.
- Домбровский Ю. А., Маркман Г. С. Пространственно-временная упорядоченность в экологических и биологических системах. - Ростов-н/Д.: Изд-во Рост. ун-та, 1983. - 118 с.
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. - М.: Финансы и статистика, 1987. - 336 с.
- Елисеева И. И., Рукавишников В. О. Логика прикладного статистического анализа. - М.: Финансы и статистика, 1982. - 191 с.
- Заика В. Е. Вертикальное распределение автотрофного пикопланктона в Индийском океане и Средиземном море // Океанология. - 1986. - Т. 26, вып. 2. - С. 291 - 296.
- Зеленский М. И. Полярографическое определение кислорода в исследованиях по фотосинтезу и дыханию. - Л.: Наука, 1986. - 140 с.
- Зеликман Э. А., Гейнрих А. К. К вопросу о влиянии плотности популяции на смертность и развитие ее компонентов у Cyclopidae (Copepoda) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. - 1959. - Т. 64, вып. 4. - С. 125 - 140.
- Зеликман Э. А. Сообщества арктической пелагиали // Биологическая океанография. - М.: Наука, 1977. - Т. 2. - С. 34 - 43.
- Иваненков В. Н., Губин Ф. А. Водные массы и гидрохимия западной и южной частей Индийского океана // Тр. Мор. гидрофиз. ин-та АН УССР. - 1960. - Т. 22. - С. 33 - 115.
- Иваненков В. Н., Чернякова А. И., Гусарова А. И. и др. Типизация вод и химико-океанографическое районирование Мирового океана // Химия океана. - М.: Наука, 1979. - Т. 1. - С. 75 - 84.
- Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена // Журн. общ. биологии. - 1959. - Т. 20, № 2. - С. 91 - 103.
- Ивлев В. С. Активный обмен у мальков балтийского лосося (*Salmo salar*) // Вopr. ихтиологии. - 1962. - Т. 2, вып. 1. - С. 158 - 168.
- Ивлев В. С. Расход энергии при движении креветок // Зоол. журн. - 1963. - Т. 42, вып. 10. - С. 1465 - 1471.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. - 2-е изд. - Киев: Наук. думка, 1977. - 272 с.
- Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. - Киев: Наук. Думка, 1981. - 232 с.
- Индийский океан. - Л.: Наука, 1982. - 388 с.
- Калабухов И. И. Эколого-физиологические особенности животных в условиях среды. - Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1950. - 270 с.
- Кириухин В. Г., Львов В. В., Коломийцев М. М. Циркуляция вод центральной части Аравийского моря в период северо-восточного муссона // Комплексные океанологические исследования Индийского океана / АН УССР. Мор. гидрофиз. ин-т. - Севастополь, 1981. - С. 19 - 24.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. М.: Наука, 1980. - Т. 2. - С. 94 - 102.
- Клековский Р. З. Микрореспирометр для измерения интенсивности обмена микрозоопланктона в условиях морской экспедиции // Экосистемы пелагиали Тихого океана. - М.: Наука, 1975. - С. 373 - 377.
- Клековский Р. З., Кукина И. В., Туманцева Н. И. Интенсивность обмена микрозоопланктона // Тр. ИОАН СССР. - 1975. - Т. 102. - С. 379 - 384.

- Клековский Р. З., Сажина Л. И. Дыхание копепод // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана. - Киев: Наук. Думка, 1986. - С. 161 - 166.
- Кляшторин Л. Б., Кузьмичева В. И. Уровень энергетических затрат при активном движении у планктонных ракообразных // Океанология. - 1975. - Т. 15, вып. 5. - С. 891 - 897.
- Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. Ориентировочное сопоставление первичной продукции и количества фитопланктона на поверхности океана // Там же. - 1973. - Т. 13, вып. I. - С. 75 - 84.
- Ковалев А. В., Билева О. К., Морякова В. К. Размерная структура зоопланктонного сообщества южноатлантического антициклонального круговорота // Гидробиол. журн. - 1976. - Т. 12, № 4. - С. 29 - 42.
- Ковалева Т. М. Суточные изменения фитопланктона в Тропической Атлантике // Биология моря. - 1975. - Вып. 34. - С. 39 - 47.
- Ковалева Т. М., Кузьменко Л. В. Вертикальное распределение и суточные изменения фитопланктона // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана - Киев. : Наук. Думка, 1986. - С. 64 - 69.
- Ковергина Н.П. Распределение некоторых гидрохимических показателей в поверхностной северо-экваториальной зоне Индийского океана // Экология моря. - 1985. - Вып. 19. - С. 21 - 25.
- Константинов А. С. Об интенсивности дыхания личинок хирономид при одиночном и групповом содержании // Гидробиол. журн. - 1977. - Т. 13, № 6. - С. 28 - 32.
- Корт В. Г., Титов В. Б. О глубинной структуре экваториальных течений Индийского океана // Гидрология Индийского океана. - М.: Наука, 1987. - С. 104 - 108.
- Кос М. С. О нахождении видов рода *Calanus* в составе фауны бентоса // Зоол. журн. - 1969. - Т. 48, вып. 4. - С. 605 - 607.
- Косырев В. К., Шатило Н. Б. Синоптическая изменчивость северо-западной части Индийского океана: Препр./АН УССР. Мор. гидрофиз. ин-т. - Севастополь, 1981. - 44 с.
- Крупаткина Д. К., Кузьменко Л. В., Маньковский В. И. Влияние циклонического вихря на распределение биотических и оптических характеристик в районе банки Сая-де-Малья (Индийский океан) // Океанология, - 1985. - Т. 25, вып. 3. - С. 490 - 496.
- Крупаткина Д. К. Оценка первичной продукции олиготрофных вод и метаболизм пикопланктона // Журн. общ. биологии. - 1988. - Т. 69, № 5. - С. 618 - 629.
- Кузьменко Л. В. Размерно-весовой состав фитопланктона Аравийского моря // Биология моря. - 1975. - Вып. 34. - С. 26 - 28.
- Кузьменко Л. В., Сергеева Л. М. Первичная продукция тропических районов Индийского океана // Экология моря. - 1981. - Вып. 5. - С. 28 - 34.
- Кузьменко Л. В., Георгиева Л. В. Продукция фитопланктона северо-западной части Индийского океана в весенний период // Там же. - 1985. - Вып. 19. - С. 32 - 40.
- Кузьменко Л. В. Первичная продукция: распределение и суточная динамика // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана - Киев: Наук. думка, 1986. - С. 69 - 78.
- Кушинг Д. Х. Морская экология и рыболовство. - М.: Пищ. пром-сть, 1979. - 288 с.
- Ланская Л. А. Суточный ход деления клеток некоторых морских планктонных водорослей Черного моря в культурах // Биология и распределение планктона южных морей. - М.: Наука, 1967. - С. 16 - 21.
- Ланская Л. А. Культивирование водорослей // Экологическая физиология морских планктонных водорослей - Киев: Наук. думка, 1971. - С. 5 - 13.
- Лобашев М. О., Саватеев В. Б. Физиология суточного ритма животных. - М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1959. - 259 с.

- Лопухин А. С., Кириллов И. В.* Распределение хлорофилла «а» в северо-западной части Индийского океана // Экология моря. - 1985. - Вып. 19. - С. 26 - 31.
- Лукашев Ю. Ф.* Динамика окисленных форм азота в промежуточном слое вод Аравийского моря // Гидрохимические процессы в океане. - М., 1985. - С. 28 - 30.
- Макарова Н. П.* О методах изучения плотностной регуляции функций у гидробионтов и интерпретации данных // Экология моря. - 1984. - Вып. 18. - С. 88 - 93.
- Мельник Т. А., Щербатенко П. В.* Изменения размерного состава зоопланктона и половой структуры популяций копепоид в синоптическом циклоническом вихре в Тропической Атлантике / АН УССР. Ин-т биологии южн. морей. - Севастополь, 1986. - 16 с. - Деп. в ВИНТИ 01.07.86, № 4745.
- Мельник Т. А.* Размерная и половая структура мезозоопланктона в крупномасштабном циклоническом вихре Индийского океана // III Всесоюз. конф. по мор. биологии. Севастополь, 18 - 20 окт. 1988 г.; Тез. докл. - Киев: Наук. думка, 1988. - Ч. I. - С. 140 - 141.
- Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. - Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1960. - С. 1 - 27.
- Методы гидрохимических исследований океана - М.: Наука, 1978. - 271 с.
- Минкина Н. И., Павлова Е. В.* Использование полярографической установки для измерения дыхания у планктонных организмов / АН УССР. Ин-т биологии южн. морей. - Севастополь, 1986. - 32 с. - Деп. в ВИНТИ 04.06.86. № 4059.
- Минкина Н.И., Павлова Е. В.* Суточные изменения интенсивности дыхания гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море // Океанология. - Т. 35, вып. 2. - 1995. - С. 241-245.
- Минкина Н. И.* Изучение динамики основного обмена планктонных животных из тропической части Индийского океана // Экологическая энергетика животных: Всесоюз. совещ. Суздаль. 31 окт. - 3 нояб. 1988 г.; Тез. докл. - Пуццино, 1988. - С. 111.
- Минкина Н. И., Кемп Р. Б.* Дыхание кефали и атерины на ранних стадиях развития. // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. - Севастополь: Аквавита, 1999. - С.238 - 246.
- Минкина Н.И., Павлова Е.В., Самышев Э.З., Гордина А.Д.* Энергетический обмен икры, личинок и мальков черноморской камбалы калкан и его изменения в условиях загрязнения // Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг: Сб. науч. тр. МГИ НАНУ. - Севастополь, 2006. - С. 347-356.
- Минкина Н.И.* Пространственная вариабельность уровня энергетического обмена зоопланктона (методика оценки) // Системы контроля окружающей среды. Средства, модели и мониторинг: Сб. науч. тр. МГИ НАНУ. - Севастополь, 2007. - С. 318-324.
- Монин А. С., Красницкий В. П.* Явления на поверхности океана. - Л.: Гидрометеоиздат, 1985. - С. 20 - 23.
- Нелепо Б. А., Булгаков Н. П., Тимченко И. Е.* Синоптические вихри в океане. - Киев: Наук. думка, 1980, - 288 с.
- Овчинников Н. М.* Циркуляция вод северной части Индийского океана в период зимнего муссона // Океанология. - 1961. - Т. 1, вып. 4. - С. 18 - 24.
- Остапеня А. П.* Полнота окисления органического вещества водных беспозвоночных методом бихроматного окисления // Докл. АН БССР. - 1965. - Т. 9, № 4. - С. 18 - 20.
- Островская Н. А.* Микрозоопланктон (копеподы): Распределение и суточная динамика // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана. - Киев: Наук. думка, 1986. - С. 110 - 121.

- Павлова Е. В. Уровень обмена некоторых копепод Тропической Атлантики // Биология и распределение планктона южных морей. - М.: Наука, 1967. - С. 138 - 152.
- Павлова Е. В. Интенсивность потребления кислорода у некоторых копепод при увеличении объема респирометра // Биология моря. - 1977. - Вып. 42. - С. 86 - 91.
- Павлова Е. В., Мельник Т. А. Интенсивность общего обмена у некоторых планктонных ракообразных тропической части Индийского океана // Экология моря. - 1981. - Вып. 5. - С. 49 - 61.
- Павлова Е. В., Парчевский В. П., Празукин А. В. Изучение характера локомоции у морских копепод с помощью метода главных компонент в лабораторных условиях // Там же. - 1982. - Вып. 11. - С. 42 - 53.
- Павлова Е. В., Минкина Н. И. Методика измерения энергетического обмена в состоянии покоя у планктонных животных // II Всесоюз. съезд океанологов. Ялта, 10-17 дек. 1982 г.: Тез. докл. - Севастополь, 1982 а. Секция Биологи океана. - Вып. 5, Ч. 1. - С. 107 - 108.
- Павлова Е. В., Минкина Н. И. Оценка величин основного энергетического обмена у морских копепод // Докл. АН СССР. - 1982 б. - Т. 265, № 4. - С. 1017 - 1019.
- Павлова Е. В. Движение и энергетический обмен морских планктонных организмов. - Киев: Наук. Думка, 1987. - 212 с.
- Павлова Е. В., Минкина Н. И. Удельное дыхание морских планктонных животных при разной подвижности // Журн. общ. биологии. - 1987. - Т. 48, № 1. - С. 92 - 104.
- Павловская Т. В. Микрозоопланктон северо-западной части Индийского океана // Экология моря. - 1985. - Вып. 19. - С. 67 - 78.
- Парсонс Т. Р., Такахани М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. - М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. - 432 с.
- Пасичный А. П. Установка для исследования фотосинтетической деятельности водных растений // Гидробиол. журн. - 1988. - Т. 24, № 4. - С. 80 - 84.
- Пасынский А. Г. Теория открытых систем и ее значение для биохимии // Успехи соврем. биологии. - 1957. - Т. 43, № 7. - С. 263 - 279.
- Петуна Т. С. О суточном ритме в питании веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. // ДАН СССР, - 1958. - Т. 120, № 4. - С. 896 - 899.
- Петуна Т. С. Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1964. - Вып. 15. - С. 69 - 93.
- Петуна Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П. Кормовая база тепловодных и холодноводных рыб в Черном море // Исследования планктона Черного и Азовского морей. - Киев: Наук. думка, 1965. - С. 69 - 84.
- Петуна Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море // Физиология морских животных. - М.: Наука, 1966 а. - С. 60 - 81.
- Петуна Т. С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Giesbr. // Там же. - 1966 б. - С. 82 - 91.
- Петуна Т. С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritz. // Зоол. журн. - 1966 в. - Т. 45, вып. 3. - С. 363 - 370.
- Петуна Т. С. Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря // Структура и динамика водных сообществ и популяций. - Киев: Наук. думка, 1967 а. - С. 44 - 65.
- Петуна Т. С. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней // Структура и динамика водных сообществ и популяций. - Киев: Наук. думка, 1967 б. - С. 108 - 119.
- Петуна Т. С. О питании гипонейстонного рачка *Pontella mediterranea* Claus в Черном море // Продукционно-биологические процессы в планктоне Южных морей. - Киев: Наук. думка, 1969. - С. 54 - 65.

- Петуна Т. С., Сорокин Ю. И., Ланская Л. А.* Исследования по питанию *Acartia clausi* Giesbr. с помощью радиоуглеродного метода // Биология моря. - 1970. - Вып. 19. - С. 166 - 182.
- Петуна Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И.* Питание и баланс энергии у тропических копепод // Биологическая продуктивность южных морей. - Киев: Наук. думка, 1974. - С. 136 - 152.
- Петуна Т. С., Монаков А. В., Сорокин Ю. И., Волощина Г. В., Кукина И. В.* Баланс вещества и энергии у веслоногих раков (Copepoda) в тропических апвеллингах // Экосистемы пелагиали Тихого океана - М.: Наука, 1975. - С. 325 - 350.
- Петуна Т. С.* О влиянии пищевого поведения на механизм потребления пищи морскими копеподами // Исследование механизмов функционирования в морских экосистемах с применением математического моделирования. - Киев: Наук. думка, - 1977. - С. 28 - 36.
- Петуна Т. С.* Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. - Киев: Наук. думка, 1981. - 242 с.
- Петуна Т. С.* Зависимость функциональных свойств пелагических экосистем от динамической активности вод // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана - Киев: Наук. думка, 1986 а. - С. 4 - 17.
- Петуна Т. С.* Физиология питания и пищевые взаимоотношения копепод из планктонных сообществ субэкваториальных дивергенций // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана - Киев: Наук. думка, 1986 б. - С. 134 - 150.
- Петуна Т. С., Павловская Т. В.* Пищевой баланс у крупных видов копепод в районах субэкваториальных дивергенций // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана. - Киев: Наук. думка, 1986. - С. 173 - 180.
- Пионтовский С.А., Гольдберг Г.А., Шербатенко П.В., Мельник Т.А., Серегин С.А.* Пространственная неоднородность планктонных полей и концентрация элементарных скоплений / АН УССР. Ин-т биологии южн. морей. - Севастополь. 1985. - 16 с. - Деп. в ВИНТИ 05.05.85, № 2960.
- Плотников В. А.* Термогалинная и динамическая структура вод в субэкваториальных районах Индийского океана // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана - Киев: Наук. Думка, 1986. - С. 18 - 15.
- Попов А. Е.* О связи интенсивности энергетического обмена водных организмов с концентрацией их массы в условиях эксперимента // Экология морских организмов. - Киев: Наук. думка, 1981. - С. 98 - 104.
- Постнов А. Л., Филиппова Т. Г.* Экспериментальная оценка базального уровня энергетических затрат клоацер // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. - 1988. - № 1. - С. 42 - 47.
- Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана: В 2-х т., 2, ч. 2 - М.: Агропромиздат, 1988. - 120 с.
- Романов А. С., Рабинович М. Е., Новоселов А. А. и др.* Исследование пространственно-временной изменчивости поля кислорода методом непрерывного зондирования в западной части Тропической Атлантики // II Всесоюзн. съезд океанологов. Ялта. 10-17 дек.1982 г.: Тез. докл. - Севастополь, 1982. - Ч. 1, секция физика и химия океана. - С. 33.
- Романкевич Е. А.* Геохимия органического вещества в океане. - М.: Наука, 1977. - 255 с.
- Руководство по гидрологическим работам в океанах и морях.* - Л.: Гидрометеиздат, 1977. - 775 с.
- Сажина Л. И., Евстигнеев П. В., Мельник Т. А.* Пространственная неравномерность распределения сезона в межмуссонный период // Комплексные океанологические исследования Индийского океана.- Севастополь,1981.- С. 115 - 123.

- Сажина Л. И. Науплиусы массовых видов пелагических копепоид Мирового океана. - Киев: Наук. думка, 1985. - 237 с.
- Сажина Л. И. Плодовитость и продукция копепоид // Экологические системы в активных динамических зонах Индийского океана - Киев: Наук. думка, 1986. - С. 150 - 160.
- Сажина Л. И. Размножение, рост и продукция морских веслоногих ракообразных. - Киев: Наук. думка, 1987. - 155 с.
- Самышев Э.З. Закономерности развития зоопланктона в открытых водах Аравийского моря //Комплексные океанологические исследования Индийского океана. – Севастополь: Морской гидрофизический ин-т АН УССР, 1981. – С. 124 -132.
- Самышев Э.З. Антарктический криль и структура планктонного сообщества в его ареале. – М: Наука, 1991. – 168 с.
- Самышев Э.З., Лушов А.И., Ефимов В.С. Об изменении интенсивности обмена гидробионтов в процессе адаптации к условиям опыта (на примере *Idotea baltica* Basteri из Черного моря) // Гидробиол. журн. – 1980. – Т. 6, вып. 6. – С. 94 - 96.
- Сахал Д. Технический прогресс: концепции, модели, оценки. - М.: Финансы и статистика, 1985. - 366 с.
- Смирнов Г. В., Лавров С. А., Рабинович М. Е. и др. Измерение растворенного в морской воде кислорода электрохимическим методом // Мор. гидрофиз. журн. - 1985. - № 6. - С. 49 - 54.
- Сорокин Ю. И. О методике определения первичной продукции моря с помощью ¹⁴C // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. - 1960. - 10. - С. 235 - 254.
- Сорокин Ю. И. Бактериопланктон и первичная продукция в центральной части Индийского океана // Биология моря.- 1984. - № 2. - С. 3 - 19.
- Столбова Н. Г. Суточная периодичность деления некоторых видов планктонных водорослей на шельфе в тропической области // Океанология. - 1985. – Т. 24, вып. 4. - С. 664 - 668.
- Стунжас П. А., Бордовский О. К., Гусев Ю. М., и др. Тонкая структура распределения кислорода в прибрежных водах Перу.// Там же. - 1980. – Т. 20, вып. 1. - С. 57 - 63.
- Суценья Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. - Киев: Наук. думка, 1972. - 195 с.
- Тюряков Б. И. К расчету вертикальных движений воды в Северной Атлантике // Исследования северной части Атлантического океана. – из-во ЛГУ, 1965. - С. 66 - 77.
- Федоров К. Н. Физическая природа и структура океанических фронтов. - Л.: Гидрометеиздат, 1983. - 296 с.
- Филиппова Т. Г., Постнов А. Л., Николаев Т. М., Фролов А. В. Влияние концентрации пищи на метаболизм *Simoccephalus vetulus* (O. F. Müller) (Cladocera) // ДАН СССР. - 1984. – Т. 274, № 1. - С. 251 - 254.
- Финенко З. З., Заика В. Е. Содержание взвешенного органического вещества в водах Аравийского моря // Океанология. - 1969. – Т. 9, вып. 4. – С. 619 - 624.
- Фомин Л. М. Теоретические основы динамического метода и его применение в океанологии. - М.: Изд-во АН СССР, 1961. - 192 с.
- Функционирование пелагических сообществ тропических районов Тихого океана. – (М.Е. Виноградов – ред.). М.: Наука. – 1980. – 279 с.
- Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана. – (М.Е. Виноградов, К.Н. Федоров – ред.). М.: 1984. – 234 с.
- Хайлов К. М., Попов А. Е. Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. - 1983. - Вып. 15. - С. 3 - 16.

- Хайлов. К. М., Празукин А. В., Минкина Н. И., Павлова Е. В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации. // Успехи совр. биологии. - 1999. - Т. 119, № 1. - С. 3 - 14.
- Хайлов К. М., Ковардаков С. А., Шонина Е. В. Связь объемной концентрации донных водорослей с геометрическими параметрами обитаемых пространств // Океанология. - 2002, Т. 42, - № 3. - С. - 402 - 407.
- Хлебович В. В. Акклимация животных организмов. - Л.: Наука, 1981. - 135 с.
- Хлебович Т. В., Винберг Г. Г. Уровень энергетического обмена у многоклеточных беспозвоночных животных и у простейших // Д АН СССР. - 1984. - Т. 274, № 2. - С. 497 - 500.
- Хлыстов Н. З. Структура и динамика вод Тропической Атлантики. - Киев: Наук. думка, 1976. - 164 с.
- Хмелева Н. Н. Энергетический обмен у *Idotea baltica basteri* (Aud) // Энергетический обмен водных животных. - М.: Наука, 1973. - С. 5 - 27 - (Тр.ВГБО. 18).
- Чекотило К. А. Вертикальные движения вод в океане. - М.: Наука, 1966. - 71 с.
- Шадрин Н. В., Мельник Т. А. Влияние плотности посадки особей *Rhincalanus nasutus* Giesbr. на величину их рациона и двигательную активность // Экология моря. - 1981. - Вып. 5. - С. 82 - 87.
- Шадрин Н. В., Ковалева Т. М., Акинина И. Б. Суточные ритмы в питании и поведении копепод // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. - Л., 1983. - С. 84 - 89.
- Шадрин Н. В. Популяционные механизмы регуляции энергетического баланса и численности поколений копепод // Биоэнергетика гидробионтов - Киев: Наук. думка, 1990. - С. 102 - 109.
- Шапиро Н.Б. Синоптическая изменчивость экваториальной зоны Индийского океана // Экология моря. - 1985. - Вып. 19. - С. 3 - 10.
- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. - М.: Изд-во АН СССР, 1976. - 150 с.
- Шербатенко П. В., Гольдберг Г. А. Количественные характеристики мелкомасштабного распределения зоопланктона // Биологии моря. - 1991. - Вып. 4. - С. 46 - 52.
- Щербинин Л. Д. Структура и циркуляция вод Индийского океана. - Л.: Гидрометеоиздат, 1976. - 92 с.
- Щетинин Ю. Т., Коснырев В. К., Агафонов Е. А., Урденко В. А. Океанографические исследования в северо-западной части Индийского океана в весенне-летний период // Комплексные океанологические исследования Индийского океана. - Севастополь, 1981. - С. 5 - 18.
- Экологическая физиология морских планктонных водорослей в условиях культур - Киев: Наук. думка, 1971. - 208 с.
- Экосистемы пелагиали Перуанского района. - (М.Е. Виноградов - отв. ред.). М.: Наука. - 1980. - 279 с.
- Якушев Е. В., Коржикова Л. И. Вертикальное распределение взвешенного фосфора в Черном море // Современное состояние экосистемы Черного моря. - М.: Наука. 1987. - С. 49 - 54.
- Allredge A. L., Robison B. H., Fleminger A., Torrex J. J., King J. M., Hamer W. M. Direct sampling and *in situ* observation of a persistent copepod aggregation in the mesopelagic zone of the Santa Barbara Basin // Mar. Biol. - 1984. - V. 80, N 1. - P. 75 - 81.
- Allen L. J. S. Persistence extinction and critical patch number for island populations // J. Math. Biol. - 1987. - V. 24, N 6. - P. 617 - 625.
- Anraku M. Some experiments on the variability of horizontal plankton hauls and on the horizontal distribution of plankton in a limited area // Bull. Fac. Fish. - 1956. - V. 7, N 1. - P. 1 - 21.

- Ayala F. J., Valentine J. M. Genetic variability in the pelagic environment: a Parado // Ecology. - 1979. - V. 60, N 1. - P. 24 - 29.
- Bainbridge R. Underwater observations on the swimming of marine zooplankton // J. Mar. Biol. Ass. U. K. - 1952. - V. 31, N 1. - P. 49 - 57.
- Barton S. F. The ecology of Langmuir circulation // Mar. Environ. Res. - 1983. - V. 9, N 2. - P. 211 - 236.
- Battaglia B. Sex ratio in *Tisbe gracilis* a marine copepod // Rep. XV-th Zool. Congr. - 1958. - N 3. - P. 24.
- Bessin H. D. Suspended matter and stability of water column: central Caribbean Sea // Suspended solids water. - New York: London, 1974. - P. 271 - 279.
- Breteler Klein W. C. M., Gonzalez S. R. Influence of temperature and food concentration on body size, weight and lipid content of two Calanoid copepod species // Hydrobiologia. - 1988. - V. 167/168. - P. 201 - 210.
- Cassie R. M. Microdistribution of plankton // Oceanogr. Mar. Biol. - 1963. - V. 1, N 1. - P. 223 - 252.
- Champalbert G. Rythmes d'activite-nataoire de quelques copepods hyponeustoniques (*Anomalocera patersoni* Templeton, *Ponlella mediterranea* Claus, *Labidocera wollastoni* Lubbock) en fonction des conditions d'eclairment et de pression // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. - 1978. - V. 35, N 3. - P. 233 - 249.
- Chester R., Stoner J.H. The distribution of particulate organic carbon and nitrogen in some surface waters of the world ocean // Mar. Chem. - 1974. - V. 2, N 4. - P. 263 - 275.
- Childress T. T. Effects of pressure, temperature and oxygen on the oxygen consumption rate of the midwater copepoda *Gaussia princeps* // Mar. Biol. - 1977. - V. 39, N 1. - P. 19 - 24.
- Cushing D. H., Tugate D. S. Studies on a *Calanus* pattern // Mar. Biol. - 1963. - V. 43, N 2. - P. 327 - 337.
- Duncan A., Klekowski R. Z Parameters of an energy budget // Methods for ecological bioenergetics. - London : Blackwell Sci. Publ., 1975. - P. 97 - 147. - (IBP Handbook; N 24).
- Egusa S. Studies on the respiration of the «Kuruma» prawn *Penaeus japonicus* Bate. 2. Preliminary experiments on its oxygen consumption // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. - 1961. - V. 27, N 7. - P. 650 - 659.
- Eppley R. W., Renger E. H., Betzer P. R. Particulate organic matter in surface waters of Southern California and its relation to phytoplankton // J. Mar. Res. - 1977. - V. 35, N 4. - P. 671 - 696.
- Fasham M.Y.R., Angell M.V., Roe H.S.L. An investigation of the spatial pattern of zooplankton using the Longhurst - Hardy plankton records // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. - 1974. - V. 16, N 2. - P. 93 - 112.
- Finenko Z. Z., Zaika V. E. Particulate organic matter and its role in productivity of the Sea // Mar. food chains. - Edinburgh: Oliver and Boyd, 1970. - P. 32 - 43.
- Fleminger A., Hulsemann K. Geographical variation in *Calanus helgolandicus* (Copepoda, Calanoida) and evidence of recent speciation of the Black Sea population // Biol. Oceanogr. - 1987. - V. 5. - P. 43 - 81.
- Fogg G. E. Biological activities at a front in the western Irish Sea // Proc. of the 19-th EMBS. - Cambridge: Univ. press, 1985. - P. 87 - 95.
- Folt C. L., Schulze P. C. Spatial distribution and zooplankton behavior // Bull. Mar. Sci. - 1988. - V. 43, N 3. - P. 847.
- Fox H., Simmonds B. Metabolic rates of aquatic arthropods from different habitats // J. Exp. Biol. - 1933. - V. 10, N 1. - P. 67 - 74.
- Future marine zooplankton research - a perspective. Marine zooplankton colloquium. I. Lake Arrowhead Conference center, California, U. S. A., 18 - 22 Apr. 1988 // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1989. - V. 55, N 2 - P. 197 - 206.

- Gaudy R., Boucher J. Relation between respiration (ammonia and inorganic phosphorus) and activity amylase and trypsin in different species of pelagic copepods from an Indian Ocean equatorial area // Mar. Biol. - 1983. - V. 75, N 1. - P. 37 - 45.
- Goldberg G. A. Theoretical model of spatial-temporal structure of plankton aggregations // Pol. arch. hydrobiol. - 1985. - V. 32, N ¾. - P. 351 - 356.
- Gupta R. S., Rajagopal M. D., Qasim S. Z. Relationship between oxygen and nutrients in the North-western Indian ocean // Indian Journ. of Mar. Sci. - 1976. - V. 5. - P. 201 - 211.
- Hamner W. M. Behavior of plankton and patch formation in pelagic ecosystems // Bull. Mar. Sci. - 1988. - V. 43, N 3. - P. 752 - 757.
- Haury L. R., McGowan J. A., Wiebe P. H. Patterns and processes in the limespace scales of plankton distribution // Spatial pattern plankton communities: Proc. NATO cont. mar. biol., Erice, 1977. - New York: NATO, 1978. - P. 415 - 442.
- Hidaka K. Calculation of upwelling // Rec. Oceanogr. Works in Jap. - 1961. - V. 6, N 1. - P. 11 - 14.
- Hirata H., Jamasaki S. Effect of feeding on the respiration rate of the rotifer *Branichionus plicatilis* // Hydrobiologia. - 1987. - V. 147, N 2. - P. 283 - 288.
- Hobson L. A. Relationships between particulate organic carbon and microorganisms in upwelling areas off South-West Africa // Inv. Pesq. - 1971. - V. 35, N 1. - P. 195 - 208.
- Hobson L. A., Menzel D. W., Barber R. T. Primary productivity and sizes of pools of organic carbon in the mixed layer of the ocean // Mar. Biol. - 1973. - V. 19, N 2. - P. 298 - 306.
- Horne E. P. W., Platt T. The dominant space and time scale of variability in the physical and biological fields on continental shelves // Rapp. proc.-verb. reun. Co. int. explor. sci. mer. Medit. - 1984. - V. 183, N 1. - P. 8 - 19.
- Ikeda T. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. 3. Short-term changes in the respiration rates of two subtropical zooplankton species, *Acartia tonsa* and *Sagitta hispida* // Bull. Plankt. Soc. Jap. - 1977. - V. 24, N 1. - P. 29 - 35.
- Jacobson T. R., Hadson R. E., MacCubbin A. E., Pomeroy L. R. Influence of a Gulf Stream intrusion on abundance and activity of phytoplankton and bacterioplankton off the coast of Florida, U. S. A. // Proc. of the 19-th FMBS - Cambridge : Univ. press, 1985. - P. 39 - 50.
- King J. E., Demond J. Zooplankton abundance in the Central Pacific / Ed. G. Wildl. - Washington: S.n., 1953. - 144 p. - (U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull., 54).
- Klekowski R. Z., Sazhina L. I. Respiratory metabolism of some pelagic copepods from the equatorial countercurrent of the Indian Ocean // Pol. arch. hydrobiol. - 1985. - V. 32, N ¾. - P. 507 - 543.
- Knoechel R., Kaif I. Track autoradiography: a method for the determination of phytoplankton species productivity // Limnol. Oceanogr. - 1976. - V. 21, N 4. - P. 590 - 596.
- Kovaleva T. M. Phytoplankton distribution in tropical zone of the Indian Ocean // Pol. arch. hydrobiol. - 1985. - V. 32, N ¾. - P. 411 - 427.
- Kremer P., Kremer J. N. Energetic and behavioral implications of pulsed food availability for zooplankton // Bull. Mar. Sci. - 1988. - V. 43, N 3. - P. 797 - 808.
- Krogh A. The quantitative relations between temperature and standard metabolism in animals // Int. Z. phys.-chem. Biol. - 1914. - V. 1. - P. 491 - 508.
- Kuzmenko L. V. Primary production in zones of divergence and convergence of tropical region of the Indian Ocean // Pol. arch. hydrobiol. - 1985. - V. 32, N ¾. - P. 429 - 441.
- Lambert R. B. Small-scale dissolved oxygen variations and the dynamics of Gulf Stream eddies // Deep-Sea Res. - 1974. - V. 21, N 7. - P. 529 - 546.

- Landry M. R., Fagerness V. L. Behavioral and morphological influences on predatory interactions among marine Copepods // Bull. Mar. Sci. - 1988. - V. 43, - N 3. - P. 509 - 529.
- Lawrence V., Joung R. E., Mansingh A. The effect of sub-lethal doses of dieldrin on resting and active metabolism in two species of shrimps // Comp. Biochem. and Physiol. - 1986. - V. 85, N 1. - P. 183 - 186.
- Li W. K. W., Aao D. V. S., Harrison W. G., Smith J. C. et al. Autotrophic picoplankton in the tropical ocean // Science. - 1983. - V. 219, N 4582. - P. 292 - 295.
- Lochte K., Turley C. M. Heterotrophic activity and carbon flow via bacteria in waters associated with a tidal mixing front // Proc. of the 19-th EMBS - Cambridge : Univ. Press, 1985. - P. 73 - 85.
- Loder J. W., Platt T. Physical controls on phytoplankton production at tidal fronts // Ibid. - P. 3 - 21.
- Longhurst A. R. Significance of spatial variability // Analysis of marine ecosystems. - London : Acad. press, 1981. - P. 415 - 441.
- Luxton M. Quantitative utilization of energy by the soil fauna // Oikos. - 1982. - V. 39, N 3. - P. 342 - 354.
- Mackas D. Z., Loutit G. C. Aggregation of the copepod *Neocalanus plumchrus* at the margin of the Fraser River plume in the strait of Georgia // Bull Mar. Sci. - 1988. - V. 43, N 3. - P. 810 - 824.
- Marcus N. H. Photoperiodic conditions, food patchiness and fecundity // Ibid. - P. 641 - 649.
- Margalef R. Temporal succession and spatial heterogeneity in plankton // Perspectives in marine biology. - Berkeley etc.: Univ. of Calif. press. 1958. - P. 323 - 317.
- Marshall S. M., Nichols A. G., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. Part 6. Oxygen consumption in relation to environmental conditions // J. Mar. Biol. Ass. U. K. - 1935. - V. 20, N 1. - P. 1 - 27.
- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus* // Ibid. - 1955. - V. 34, N 3. - P. 495 - 529.
- Marshall S. M., Orr A. P. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). - Berlin : Springer, 1972. - 196 p.
- Moal J., Samain J. F., Koutsikopoulos C. et al. Unshaded thermal front: digestive enzymes and zooplankton production // Proc. of the 19-th EMBS - Cambridge : Univ. press, 1985. - P. 145 - 156.
- Mullin M. M. Size fractionations of particulate organic carbon in the surface waters of the western Indian ocean // Limnol. Oceanogr. - 1965. - V. 10, N 3. - P. 610 - 611.
- Mullin M.M., Sloan P. R., Eppeley R. W. Relationship between carbon content, cell volume and area on phytoplankton // Ibid. - 1960. - V. 11, N 2. - P. 307 - 311.
- Okubo A. Diffusion induced instability in model ecosystems: another possible explanation of patchiness. - Baltimore, 1974. - 17 p. - (Thech. Rep. / Ches. Bay Inst. ; N 86).
- Okubo A. Horizontal dispersion and critical scales for phytoplankton patches // Spatial pattern in plankton communities. - New York: Plenum press, 1978. - P. 21 - 42.
- Okubo A. Diffusion and ecological problems: mathematical models // Biomathematics. - Berlin: Springer, 1980. - V. 10. - P. 255.
- Omori M., Kawamura A., Aizawa Y. *Sergestes similis* Hansen its distribution and importance as food of fin and sea Whales in the North Pacific ocean // Biological oceanography of the North Pacific Ocean. - Tokyo, 1972. - P. 373 - 389.
- Omori M., Hamner W. M. Patchy distribution of zooplankton: behavior, population assessment and sampling problems // Mar. Biol. - 1982. - V. 72, N 2. - P. 193 - 200.

- Paffenhöfer G.A., Lee T. N.* Distribution and abundance of particulate matter summer upwelling on the southeastern continental shelf of the U. S. A. during 1981 // *Progr. Oceanogr.* - 1987. - V. 19. - P. 373 - 401.
- Paffenhöfer G.A., Sherman B. K., Lee T. N.* Summer upwelling on the south-eastern continental shelf of the U. S. A. during 1981. Abundance, distribution and patch formation of zooplankton // *Ibid.* - P. 403 - 436.
- Pavlova E. V.* Methodological and theoretical analysis of studies on energetic, metabolism in planktonic animals // *Pol. arch. hydrobiol.* - 1988. - V. 35, N 1. - P. 45 - 54.
- Pavlova E. V.* Movement and energy metabolism of marine planktonic organisms. - Hyderguda, Hyderabad: Universities Press (India), 2006. - 207 pp.
- Petipa T. S., Makarova N. P.* Dependence of phytoplankton production on rhythm and rate of elimination // *Mar. Biol.* - 1969. - V. 3, N 2. - P. 191 - 195.
- Petipa T. S.* Matter accumulation and energy expenditure in planktonic ecosystems at different trophic levels // *Ibid.* - 1978. - V. 49, N 4. - P. 285 - 293.
- Petipa T. S.* Production and concentration of plankton at boundary water masses: perspectives of investigations // *Proc. of 19-th BMBS - Cambridge: Univ. press,* 1985. - P. 61 - 71.
- Platt T., Denman K.L.* A general equation for the mesoscale distribution of phytoplankton in the sea // *Memor. Soc. Roy. Sci. Liege* - 1975. - V. 7, N 6. - P. 31 - 42.
- Platt T., Rao D. V. S., Irwin B.* Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean // *Nature.* - 1983. - V. 301, N 5902. - P. 702 - 704.
- Premchand K., Sastry J. S.* Hydrological characteristics and transequatorial transport in the West Indian Ocean // *Ind. J. Mar. Sci.* - 1976. - V. 5. - P. 169 - 178.
- Price H. J., Paffenhöfer G. A., Boyd C. M., Cwules T. J. et al.* Future studies of zooplankton behavior: questions and technological developments // *Bull. Mar. Sci.* - 1988. - V. 43, N 3. - P. 853 - 872.
- Pugh P. R., Boxshall G. A.* The small-scale distribution of plankton at a shelf station of the northwest African Coast-Continental // *Shelf Res.* - 1984. - V. 3, N4. - P.399 - 423.
- Ramcharan C. W., Sprules W. G.* Preliminary results from an inexpensive motion analyzer for free-swimming zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* - 1989. - V. 34, N 2. - P. 457-462.
- Riley J. P., Chester R.* Introduction to marine chemistry. - London: Acad. press, 1971. - 465 p.
- Rochford D. J.* Salinity maxima in the upper 1000-metres of the North Indian Ocean // *Austral. J. Mar. and Freshwater Res.* - 1964. - V. 15, N 1. - P. 1 - 24.
- Rochford D. J.* Source regions of oxygen maxima in intermediate depth of the Arabian Sea // *Ibid.* - 1966. - V. 17, N 1. - P. 1 - 30.
- Sazhina L.I.* Breeding, growth rates and production of marine copepods. - Hyderguda, Hyderabad: Universities Press (India), 2006. - 207 pp.
- Samyshv E.Z.* Antarctic krill and the structure of planktonic community in its distribution area. - The 2nd ed. (expand.)- M.: Nauka, 1991. - 168 p. - (Acad. of Sci. of the USSR. All-Union Hydrobiol. Soc.) + the recently included Chapter VI. - Sevastopol: Hydrophysics Publishers, 2002. - 268 pp.
- Sanderson B. G.* Two-dimensional dispersion of plankton // *Oceanogr. acta.* - 1984. - V. 7, N 3. - P. 323 - 328.
- Satomi M., Pomeroy I. N.* Respiration and phosphorus excretion in some marine populations // *Ecology.* - 1965. - V. 46, N 6. - P. 877 - 881.
- SCOR-UNESCO. Report of SCOR-UNESCO Working groups 17 on determination of photosynthetic pigments // Determination of phytosinthetic pigments in sea water. - Paris: UNESCO, 1966. - P 9.
- Sidko A. F., Wasilew V. A., Kuzmenko L. V.* Spatial distribution of chlorophyll in equatorial regions of the Indian ocean // *Pol. arch. hydrobiol.* - 1985. - V. 32, N ¾. - P. 301 - 312.

- Skjoldal H. R., Båmsledt U.* Ecobiochemical studies on the deepwater pelagic community of Korstjorden, Western Norway. Adenine nucleotides in Zooplankton // *Mar. Biol.* - 1977. - V. 42, N 3. - P. 197 - 211.
- Skjoldal H. R., Båmsledt U., Klinken J., Laingg A.* Changes with time after capture in the metabolic activity of the carnivorous copepod *Euchaeta norvegica* (Boeck) // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* - 1984. - V. 83, N 3. - P. 195 - 210.
- Smith A. L., Miller C. B., Holton R. L.* Small-scale horizontal distribution of coastal copepods // *Ibid.* - 1976. - V. 23, N 3. - P. 241 - 254.
- Spoor W. A.* A quantitative study of the relationship between activity and oxygen consumption of the goldfish and its application to the measurement of respiratory metabolism in fishes // *Biol. Bull.* - 1946. - V. 91, N 3. - P. 312 - 315.
- Stavn R. H.* The horizontal-vertical distribution hypothesis: Langmuir circulations and *Daphnia* distributions // *Limnol. Oceanogr.* - 1972. - V. 16, N 2. - P. 453 - 456.
- Steele J. H.* Some comments on plankton patches // *Spatial patterns in plankton communities* : NATO conference on marine biology. - New York: Plenum press, 1978 a. - P. 1 - 20.
- Steele J. H.* Spatial pattern in plankton communities // *NATO conference on marine biology.* - New York: Plenum press, 1978 b. - 470 pp.
- Steemann-Nielsen E.* The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea // *J. conseil intern. explor. mer.* - 1952. - V. 18, N 2. - P. 117 - 140.
- Stommel H., Schott F.* The beta spiral and the determination of the absolute velocity field from hydrographic station data // *Deep-Sea Res.* - 1977. - V. 24, N 3. - P. 173 - 181.
- Strathmann R. R.* Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasmas volume // *Limnol. Oceanogr.* - 1967. - V. 12, N 3. - P. 411 - 418.
- Strickland J. D. H.* Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain // *Chem. Oceanogr.* - 1965. - V. 1, N 3. - P. 477 - 610.
- Takeda N.* Experimental studies on the effect of external agencies on the sexuality of a marine copepods // *Phys. Zool.* - 1950. - V. 23. - P. 288 - 301.
- Tappan H., Loeblich A. R. Jr.* Evolution of the oceanic plankton // *Earth-Science Revs.* - 1973. - V. 9, N 3. - P. 207 - 240.
- Tester P. A., Turner J. T.* Comparative carbon-specific ingestion rates of phytoplankton by *Acartia tonsa*, *Centropages velificatus* and *Eucalanus pileatus* grazing on natural phytoplankton assemblages in the plume of the Mississippi River (northern Gulf of Mexico continental shelf) // *Hydrobiologia.* - 1988. - V. 167/168. - P. 211 - 217.
- The Biology of the Indian Ocean /Ed. B. Zeitschel in cooperation with Sebastian A. Gerlach. - Berlin: Springer, 1973. - 519 pp.
- Uchima M., Hirano K.* Swimming behavior of the marine copepod *Oithona davisae*: internal control and search for environment// *Mar. Biol.* - 1988. - V. 99, N 1. - P. 47- 56.
- Ueda H., Kunahara A., Tanaka M., Azeta M.* Underwater observations on copepod swarms in temperate and subtropical waters // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* - 1983. - V. 11, N 2. - P. 165 - 171.
- Vinogradov M. E., Flint M. V., Shushkina E. A.* Vertical distribution of mesoplankton in the open area of the Black Sea // *Mar. Biol.* - 1985. - V. 89, N 1. - P. 95 - 107.
- Vinogradova L.A., Gruzov L.N., Palyi N.F., Samyshev E.Z., Sedyh K.A., Suhoruk V.I.* The Results of Oceanological Studies of the Mechanism of Formation of the Productive Zone and Food Reserve for the Planktophages Fish in the Eastern Atlantic // ICES C.M. 1972/L:2, Plankton Committee, Ref: Hydrography Committee, Abidjan, Cote d'Ivoire, 1972. - P. 1-19.
- Watt W.* Measuring the primary production rates of individual phytoplankton species in natural mixed populations // *Deep-Sea Res.* - 1971. - V. 18, N 3. - P. 329 - 339.

- Wiebe P. H., Holland W. K.* Pankton patchiness: effects on repeated net tows // *Limnol. Oceanogr.* - 1968. – V. 13, N 3. - P. 315 - 321.
- Wiebe P. H.* Small-scale spatial distribution in oceanic zooplankton // *Ibid.* - 1970. – V. 15, N 2. - P. 205 - 217.
- Williams R.* Spatial heterogeneity and niche differentiation in oceanic zooplankton // *Hydrobiologia.* - 1988. – V. 167/168. - P. 151 - 159.
- Wishner K., Durbin E., Durbin A., Makaulay M. et al.* Copepod patches and right whales in the Great South Channel off New England // *Bull. Mar. Sci.* – 1988. – V. 43, N 3. - P. 825 - 844.
- Wyrky K., Bennet E., Rochford D.* Oceanographic atlas of the International Indian Ocean expedition. - Washington: Nat. Sci. Found, 1971. – 551 pp. (P. 257 – 264).
- Zeiss F. R.* Effects of populations density on zooplankton respiration rates // *Limnol. Oceanogr.* - 1963. – V. 8, N 1. - P. 110 - 115.
- Zeuthen E.* Body size and metabolic rate in the animal kingdom with special regard to the marine microfauna // *C. r. trav. lab. Carlsberg. Ser. chim.* - 1947. – V. 26, N 3. – P. 17 - 161.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие	(Т.С. Петипа)	3
От авторов		5
Глава 1.	Влияние динамической структуры приэкваториальных водных масс Индийского океана и пятнистости планктона на распределение и функционирование планктонных сообществ (Т.С. Петипа)	7
	1.1 Введение. Постановка вопроса и задачи исследований	7
	1.2 Теоретические исследования пятнистости. Конкретные наблюдения	8
	1.3 Влияние плотности и неравномерности распределения потребителей и жертв на характер и скорость процессов их жизнедеятельности	13
	1.4 Основные результаты исследований в Индийском океане	30
	1.4.1. Характер распределения планктона и взвеси в связи со структурными особенностями и переслоенностью водной толщи	30
	1.4.2. Зависимость скорости функциональных процессов у массовых видов планктона от пятнистости их распределения	47
	1.5. Заключение. Механизмы образования скоплений и функциональные процессы	50
Глава 2.	Гидрологические условия в дивергентных приэкваториальных зонах Индийского океана (Ю.В. Артамонов)	55
	2.1. Введение	55
	2.2. Приборы и методика гидрологических исследований	55
	2.3. Основные структурные зоны и водные массы Индийского океана	56
	2.4. Гидрологические исследования в Южной Субэкваториальной Дивергенции	58
	2.5. Гидрологические условия в северо-восточной части Индийского океана	76
	2.6. Заключение. Сравнение характеристик и особенностей формирования экваториальных дивергенций. Рекомендации по методике поиска дивергентных зон в Индийском океане	89
Глава 3.	Геострофическая циркуляция вод в субэкваториальной зоне Индийского океана (Ю.В. Артамонов)	97
	3.1. Введение	97
	3.2. Используемые материалы и методика обработки	98
	3.3. Характерные особенности геострофических циркуляций	100
	3.4. Сравнение геострофической циркуляции с климатическими условиями.	109
	3.5. Заключение	111
Глава 4.	Структура полей кислорода и биогенных элементов	

	как показатель гидрохимического режима водных масс дивергентных приэкваториальных зон Индийского океана (А.С. Романов)	112
	4.1. Введение	112
	4.2. Гидрохимические условия в западной части приэкваториального района (I полигон)	112
	4.3. Гидрохимические условия в восточных частях экваториального и северного приэкваториального районов (II полигон)	116
	4.4. Суточная динамика кислорода и биогенных элементов	120
	4.5. Мелкомасштабные особенности вертикального распределения кислорода	122
	4.6. Заключение	126
Глава 5.	Зависимость распределения взвешенного органического вещества от структуры и динамики водных масс (З.П. Бурлакова)	127
	5.1. Введение	127
	5.2. Распределение взвешенного органического вещества в северо-западной приэкваториальной зоне	128
	5.3. Распределение взвешенного органического вещества в юго-западной приэкваториальной зоне (I полигон)	134
	5.4. Распределение взвешенного органического вещества в северо-восточной приэкваториальной зоне (II полигон)	139
	5.5. Заключение	142
Глава 6.	Распределение фитопланктона и его обилие в зависимости от основных характеристик динамики вод (Г.М. Ковалева)	143
	6.1. Материал и методика	143
	6.2. Фитопланктон в зоне Южной Субэкваториальной Дивергенции	144
	6.3. Суточная динамика фитопланктона на I полигоне	147
	6.4. Фитопланктон в Северной Субэкваториальной Дивергенции	149
	6.5. Суточная динамика фитопланктона на II полигоне	153
	6.6. Заключение	155
Глава 7.	Связь первичной продукции с распределением хлорофилла <i>a</i> и биомассой фитопланктона в разных районах динамической зоны (Л.В. Кузьменко)	157
	7.1. Первичная продукция и хлорофилл <i>a</i> в Южной Субэкваториальной Дивергенции	158
	7.2. Первичная продукция и хлорофилл <i>a</i> в Северной Субэкваториальной Дивергенции	165
	7.3. Суточная динамика концентрации хлорофилла и первичной продукции	169
	7.4. Значение отдельных видов и групп фитопланктона в суммарной первичной продукции	174
	7.5. Связь между первичной продукцией, концентрацией хлорофилла и биомассой фитопланктона	186

	7.6. Зависимость пространственного распределения первичной продукции и хлорофилла от динамики вод в северо-западной части и приэкваториальной зоне Индийского океана	190
	7.7. Заключение	194
Глава 8.	Влияние динамики вод на распределение и структуру мезозoopланктона (Т.А.Мельник)	197
	8.1. Введение	197
	8.2. Материал и методика	198
	8.3. Пространственное распределение мезозoopланктона (по сетным ловам)	198
	8.4. Таксономический состав мезозoopланктона	202
	8.5. Размерная структура мезозoopланктона	202
	8.6. Половая структура копепоид	206
	8.7. Заключение	208
Глава 9.	Основные черты формирования и особенностей скоплений мезозoopланктона в связи с динамикой вод и миграциями планктона (П.В. Щербатенко)	209
	9.1. Введение	209
	9.2. Приборы, методика сбора и обработки материалов	212
	9.3. Пространственная структура полей мезозoopланктона в Южной и Северной Дивергенциях приэкваториальной зоны Индийского океана и района Маскаренской впадины	215
	9.4. Связь характера распределения мезозoopланктона и факторов среды	227
	9.5. Заключение	230
Глава 10.	Видовой состав, распределение микрозоопланктона и оценка скорости размножения копепоид в связи с динамикой вод (Л.И. Сажина, В.А.Скрябин)	231
	10.1. Введение (Л.И.Сажина)	231
	10.2. Видовой и размерный состав микрозоопланктона (В.А.Скрябин)	232
	10.3. Пространственное распределение микрозоопланктона (Л.И.Сажина, В.А.Скрябин)	236
	10.4. Суточное вертикальное распределение микрозоопланктона (Л.И. Сажина)	239
	10.5. Размножение копепоид в динамически активных водах (Л.И.Сажина)	260
	10.6. Заключение (Л.И.Сажина)	266
Глава 11.	Основной энергетический обмен у массовых видов копепоид (Н.И. Минкина)	268
	11.1. Введение	269
	11.2. Материал и методика	269
	11.3. Динамика дыхания у наркотизированных копепоид	273
	11.4. Онтогенетические изменения уровня энергетического обмена у копепоид	285
	11.5. Заключение	290
Глава 12.	Соотношение общего и основного энергетического обмена у взрослых копепоид (Е.В. Павлова)	292
	12.1. Введение	292

	12.2. Оценка величин энергетического обмена	295
	12.3. Оценка энергетических трат на движение и размножение	300
	12.4. Изменение общего обмена у копепоид из районов с разным обилием планктона	306
	12.5. Заключение	309
Глава 13.	Зависимость содержания углерода в телах копепоид от биотической и абиотической структуры вод (Т.С. Петипа, Е.В. Попова)	314
	13.1. Введение	314
	13.2. Аппаратура и методика исследований	314
	13.3. Содержание углерода у копепоид в зависимости от типа строения тела, питания и условий обитания	316
	13.4. Заключение	324
Глава 14.	Математический анализ функциональных связей в пелагических экосистемах на границах раздела вод в дивергентных зонах Индийского океана (О.М. Макаров)	325
	14.1. Введение	325
	14.2. Регрессионный анализ экспериментальных данных	325
	14.3. Результаты статистической обработки данных по выбранным районам на глубинах раздела вод	327
	14.4. Особенности взаимодействия основных элементов экосистем на границах раздела вод	329
	14.5. Заключение	330
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	332
	ОГЛАВЛЕНИЕ	347
	CONTENTS	351
ПРИЛОЖЕНИЕ	Схема станций полигонов исследований в Индийском океане	355
	1. Полигон НИС «Академик Вернадский», 22 рейс, 01.03-14.07.1980; полигон, НИС «Профессор Водяницкий», 8 рейс, 21.03-31.05.1980.	355
	2. I полигон, 14 рейс НИС. «Профессор Водяницкий», 12 – 21.01. 1983 г	356
	3. II полигон, 14 рейс НИС «Профессор Водяницкий», 10 – 20. 02. 1983 г	357
	4. I полигон. 23 рейс НИС «Профессор Водяницкий», 09 – 18.02.1987 г	358
	5. II полигон. 23 рейс НИС «Профессор Водяницкий», 13 – 23. 03. 1987 г.	359

C O N T E N T S

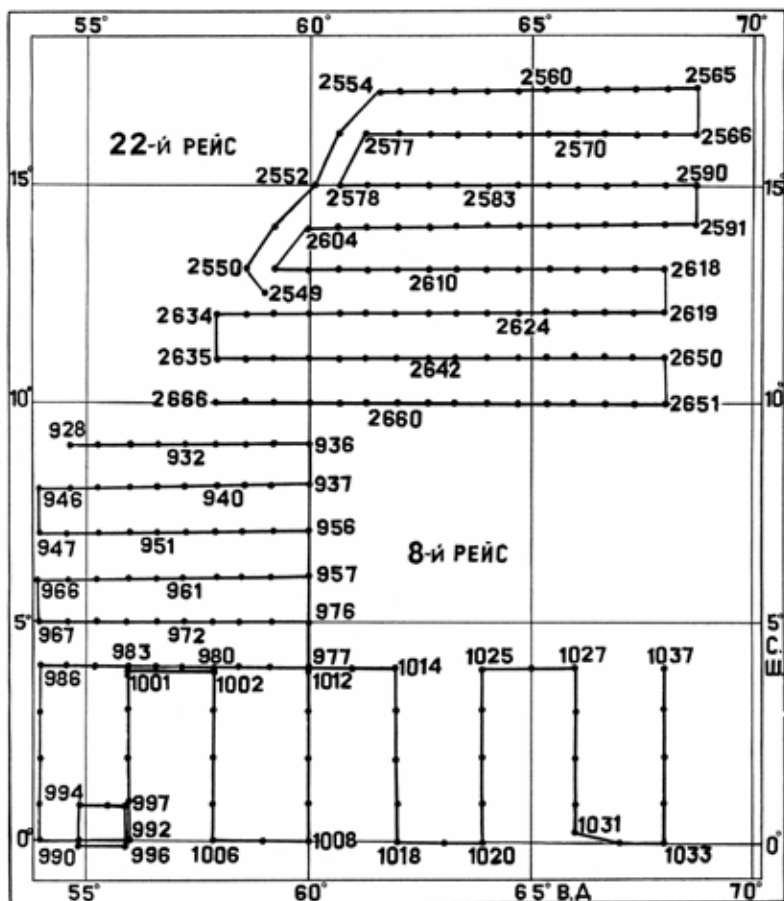
MECHANISMS OF AGGREGATIONS FORMATION AND OF PLANKTON FUNCTIONING IN ECOSYSTEMS OF THE INDIAN OCEAN

Preface	(T.S. Petipa)	3
From authors		5
Chapter 1.	Influence of dynamic structure of the Indian Ocean sub-equatorial water masses and plankton patchiness on the regularities of distribution and functioning of plankton communities (T.S. Petipa)	7
	1.1. Introduction. Problems and aims of Research	7
	1.2. Theoretical investigations of patchiness. Concrete observations	8
	1.3. Influence of heterogeneous distribution of consumers and objects on character and rates of their functional processes	13
	1.4. Mains results of carried out investigations in the Indian Ocean	30
	1.4.1. Character of plankton and suspended organic matter distribution in dependence on multi-layered structure and physico-chemical peculiarities of water masses	30
	1.4.2. Dependence of functional processes rates in plankton mass species on their patchy distribution	47
	1.5. Conclusion	50
Chapter 2.	Hydrological conditions in divergent subequatorial zones of the Indian Ocean (Yu.V. Artamonov)	55
	2.1. Introduction	55
	2.2. Apparatus and methods of hydrological investigations	55
	2.3. The main structural zones and water masses of the Indian Ocean	56
	2.4. Hydrological investigations in the Southern Subequatorial Divergence	58
	2.5. Hydrological conditions in the north-eastern part of the Indian Ocean	76
	2.6. Conclusion. Comparison of characteristics and peculiarities of equatorial divergence formations. Recommendations on method of divergent zones search in the Indian Ocean	89
Chapter 3.	Geostrophic circulation of waters in subequatorial zone of the Indian Ocean (Yu.V. Artamonov)	97
	3.1. Introduction	97
	3.2. Used materials and methods	98
	3.3. Peculiarities of geostrophic circulation	100
	3.4. Comparison of geostrophic circulation with climatic conditions	109
	3.5. Conclusion	111

Chapter 4.	Structure of oxygen and biogenic elements fields as index of hydrochemical regime of water masses of the Indian Ocean divergent subequatorial zones (A.S. Romanov)	112
	4.1. Introduction	112
	4.2. Hydrochemical conditions in the western part of the subequatorial region (I Polygon)	112
	4.3. Hydrochemical conditions in the eastern part of equatorial and in northern subequatorial regions (II Polygon)	116
	4.4. Daily dynamics of oxygen and biogenic elements	120
	4.5. Small scale peculiarities of oxygen vertical distribution	122
	4.6. Conclusion	126
Chapter 5.	Dependence of the distribution of suspended organic matter on the structure and dynamics of water masses (Z.P. Burlakova)	127
	5.1. Introduction	127
	5.2. Distribution of the suspended organic matter in the north-western subequatorial zone	128
	5.3. Distribution of the suspended organic matter in the south-western subequatorial region (I Polygon)	134
	5.4. Distribution of the suspended organic matter in the north-eastern subequatorial region (II Polygon)	139
	5.5. Conclusion	142
Chapter 6.	Dependence of phytoplankton distribution and its abundance on the main characteristics of water dynamics (T.M. Kovaleva)	143
	6.1. Material and methods	143
	6.2. Phytoplankton in the Southern Subequatorial Divergence	144
	6.3. Daily dynamics of phytoplankton on the I polygon	147
	6.4. Phytoplankton in the Northern Subequatorial Divergence	149
	6.5. Daily dynamics of phytoplankton on the II polygon	153
	6.6. Conclusion	155
Chapter 7.	Relation of the primary production with the distribution of chlorophyll "a" and phytoplankton biomass in different regions of the dynamic zone (L.V. Kuz'menko)	157
	7.1. Primary production and chlorophyll "a" in the Southern Subequatorial Divergence	158
	7.2. Primary production and chlorophyll "a" in the Northern Subequatorial Divergence	165
	7.3. Daily dynamics of chlorophyll concentration and primary production	169
	7.4. Importance of certain species and taxonomic groups of phytoplankton in the total primary production	174
	7.5. Analysis of the relations between primary production, chlorophyll concentration and phytoplankton biomass.	186

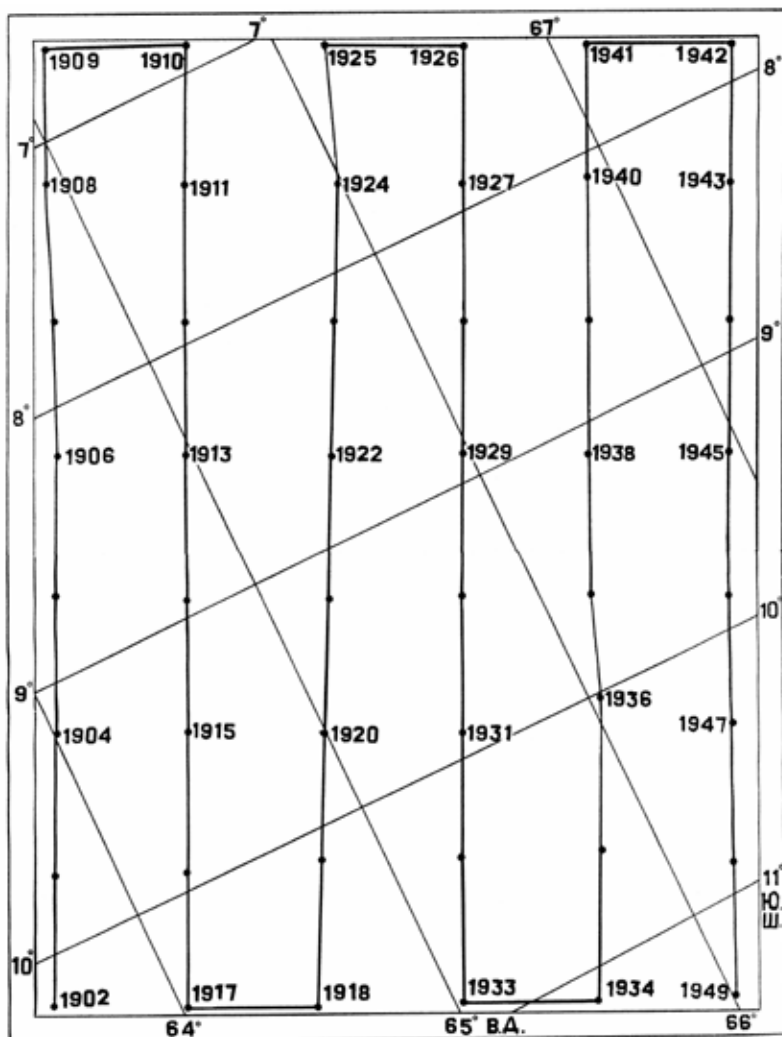
	7.6. Dependence of spatial distribution of primary production and chlorophyll on water dynamics in north-western part and in subequatorial zone of the Indian Ocean	190
	7.7. Conclusion	194
Chapter 8.	Influence of water dynamics on the mesozooplankton distribution and structure (T.A. Mel'nik)	197
	8.1. Introduction	197
	8.2. Material and methods	198
	8.3. Spatial distribution of mesozooplankton (net catchings).	198
	8.4. Taxonomic composition of mesozooplankton	202
	8.5. Size structure of mesozooplankton	202
	8.6. Sexual structure of copepods	206
	8.7. Conclusion	208
Chapter 9.	The main features of forming and peculiarities of mesozooplankton patches in relation with water dynamics and plankton migrations (P.V. Shcherbatenko)	209
	9.1. Introduction	209
	9.2. Apparatus, methods of collection and processing of materials	212
	9.3. Spatial structure of mesozooplankton fields in the Southern and Northern Divergences of the Indian Ocean subequatorial zone and Maskaren hollow	215
	9.4. Interrelation between mesozooplankton distribution and environmental factors	227
	9.5. Conclusion	230
Chapter 10.	Species composition microzooplankton distribution and evaluation of copepods reproduction rate in relation with water dynamic structure (L.I. Sazhina), V.A. Skryabin	231
	10.1. Introduction (L.I. Sazhina)	231
	10.2. Species and size structures of microzooplankton (V.A. Skryabin)	232
	10.3. Spatial distribution of microzooplankton (L.I. Sazhina), V.A. Skryabin	236
	10.4. Daily vertical distribution of microzooplankton (L.I. Sazhina)	239
	10.5. Reproduction of copepods in relation with water dynamics (L.I. Sazhina)	260
	10.6. Conclusion (L.I. Sazhina)	266
Chapter 11.	The basal energetic metabolism in mass copepods species (N.I. Minkina)	268
	11.1. Introduction	269
	11.2. Materials and methods	269
	11.3. Respiratory dynamics of narcotized copepods	273
	11.4. Ontogenetic changes of the level of energetic metabolism in copepods	285
	12.5. Conclusion	290
Chapter 12.	Relationship of total and basal energetic metabolisms in adult copepods (E.V. Pavlova)	292
	12.1. Introduction	292
	12.2. Estimation of energetic metabolism values	295

	12.3. Evaluation of energy expenditure for movement and reproduction	300
	12.4. Change of total metabolism in specimens collected in the regions with different plankton abundance	306
	12.5. Conclusion	309
Chapter 13.	Dependence of carbon contents in copepods bodies on biotic and abiotic water structure (T.S. Petipa, E.V. Popova)	314
	14.1. Introduction	314
	14.2. Apparatus and methods of investigations	314
	14.3. Carbon in Copepoda in dependence on their body structure, nutrition and environment	316
	14.4. Conclusion	324
Chapter 14.	Mathematical analysis of functional interaction in pelagic ecosystems at boundaries water masses in divergent zones of the Indian Ocean (O.M. Makarov)	325
	14.1. Introduction	325
	14.2. Regression analysis of experimental data	325
	14.3. Results of data statistic processing for chosen regions at boundaries water masses	327
	14.4. Peculiarities of the ecosystems elements interaction at boundaries water masses	329
	14.5. Conclusion	330
References		332
Contents (in Russ.)		347
Contents		351
Appendix	Plans of Stations of investigated Polygons in the Indian Ocean	355
	1. Polygon, R/V "Academician Vernadsky" Cruise No 22, 01.03-14.07.1980; Polygon, R/V "Professor Vodyanitsky" Cruise No 8, 21.03-31.05.1980	355
	2. I polygon, R/V "Professor Vodyanitsky" Cruise No 14, 12-21.01.1983	356
	3. II polygon, R/V "Professor Vodyanitsky" Cruise No 14, 10-20.02.1983	357
	4. I polygon, R/V "Professor Vodyanitsky" Cruise No 23, 09 -18.02.1987	358
	5. II polygon, R/V "Professor Vodyanitsky" Cruise No 23, 13-23.03.1987	359



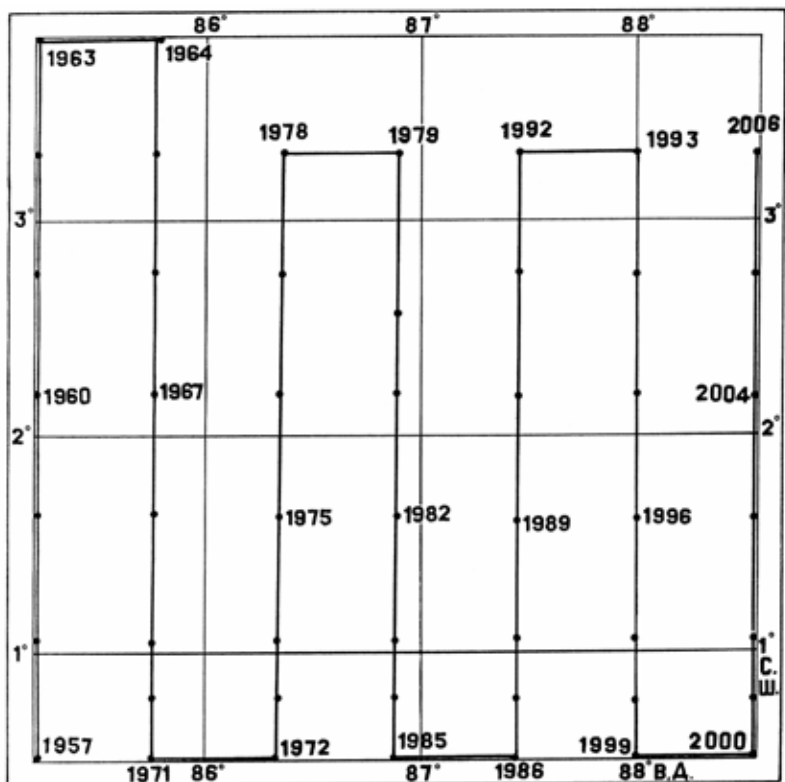
Масштаб 1:119,60 км

ПОЛИГОН, 22 - й РЕЙС НИС «АКАДЕМИК ВЕРНАДСКИЙ», 01. 03 - 14. 07. 1980 г.; ПОЛИГОН, 8 - й РЕЙС НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ», 21. 03 - 31. 05. 1980 г.

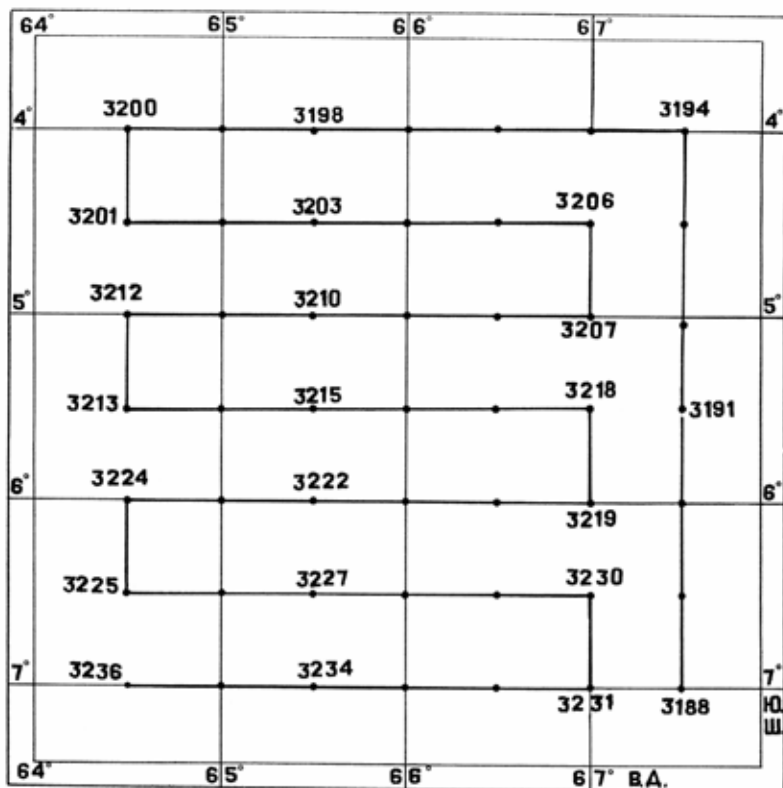


Масштаб 1:23,81 км

I ПОЛИГОН, 14 - й РЕЙС НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ», 12 - 21. 01.
1983 г.

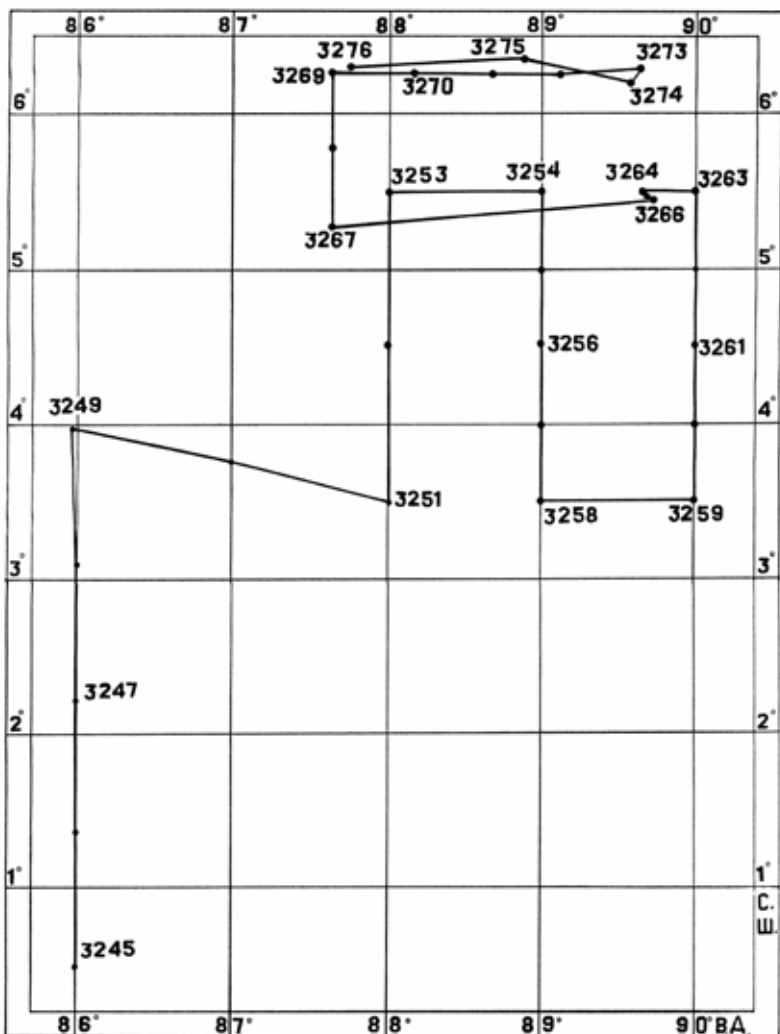


Масштаб 1: 23,81 км
 II ПОЛИГОН, 14 - й РЕЙС НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ», 10 - 20. 02.
 1983 г.



Масштаб 1: 27,28 км

І ПОЛИГОН, 23 - й РЕЙС НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ», 09 – 18. 02.
1987 г.



Масштаб 1:33,33 км

II ПОЛИГОН, 23 - й РЕЙС НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ», 13 – 23. 03
1987 г.

Под научной редакцией
чл.-корр. НАН Украины
Т.С. Петипа

МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ СКОПЛЕНИЙ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПЛАНКТОНА В ЭКОСИСТЕМАХ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Монография



КОНСТАНТА

Издательство «КОНСТАНТА»

308519, Белгородская обл., Белгородский р-н, пос. Северный, ул. Березовая, 1/12

Отпечатано в типографии ООО «КОНСТАНТА»

308519, Белгородская обл., Белгородский р-н, пос. Северный, ул. Березовая, 1/12.

Тел./факс (4722) 300-720, www.konstanta-print.ru